UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO - 090

Profesor Asociado Regular Dr. Rubén N. Muzio

TEÓRICO

"Teoría de Selección Sexual y Origen de los Sexos"

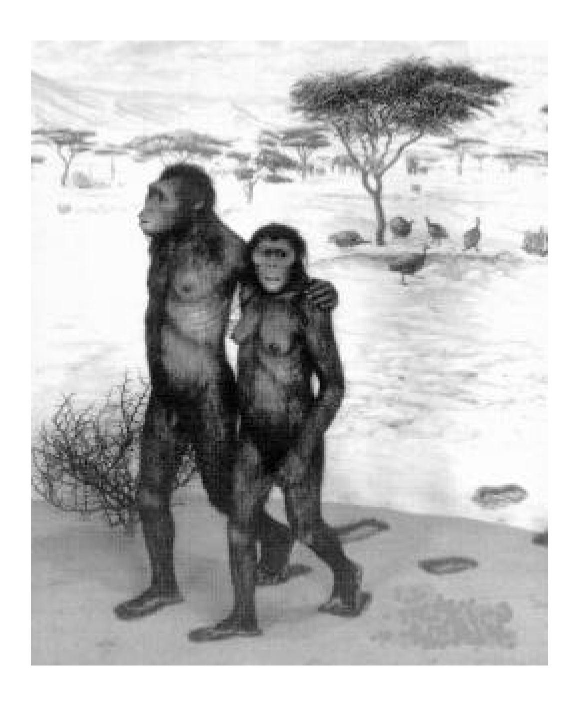
Lic. Fabián Marcelo Gabelli

2014

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE PSICOLOGÍA

CÁTEDRA DE BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

EVOLUCIÓN DE LAS ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN HUMANOS





TEORÍA DE LA SELECCIÓN SEXUAL y ROL DE LOS SEXOS

Fabián Marcelo Gabelli
Prof. Adjunto regular

Introducción:

Hace ya más de un siglo que Darwin (1871) presentó una explicación revolucionaria para interpretar los misterios de la búsqueda de parejas entre los seres vivos. Su preocupación original consistía en justificar la aparición de rasgos que atentaban con la supervivencia de los individuos. Las largas cornamentas, los colores llamativos, las poderosas vocalizaciones constituían costosos rasgos que disminuían la probabilidad de supervivencia de los individuos. Estas características surgían y se desarrollaban, según Darwin, como consecuencia de un proceso al cual denominó Selección Sexual. Dichos rasgos habían evolucionado ya que permitían a ciertos sujetos poseer ventajas reproductivas con respecto a otros.

Pasaron más de 60 años hasta la aparición de los primeros fundamentos teóricos modernos que permitían explicar tanto el origen como las consecuencias de la Selección Sexual. Por un lado la inversión parental asimétrica de machos y hembras (Bateman 1948 y Trivers 1972) y por otro la proporción de sexos equilibradas en poblaciones naturales (Fisher 1930). El rol que cada sexo posee durante la reproducción quedó definido a partir de estas ideas. Así, el sexo que invierta menos en la cría competirá por parejas mientras que el sexo que más invierta será selectivo en aceptar parejas. La regla para muchos seres vivos se resume en machos que compiten por el acceso y monopolización de las hembras y hembras altamente selectivas. En la actualidad el análisis del rol de cada sexo está caracterizado por una idea central: existe un conflicto de intereses entre machos y hembras durante la reproducción, donde cada sexo trata de maximizar su éxito reproductivo.

Los seres humanos somos una especie animal con una historia evolutiva y si bien es cierto que somos una especie inusual, no menos inusuales son los murciélagos o los elefantes. Si podemos aplicar los pensamientos evolutivos arriba citados para entender las estrategias de apareamiento de murciélagos y elefantes porqué no hacerlo con los humanos. Las leyes de la evolución que produjeron nuestro aparato de pensamiento, de toma de decisiones, son las mismas que actuaron en otras especies. Cada una tiene particularidades: algunos tienen una orientación espacial superior a la nuestra, otros tienen percepciones visuales o químicas que escapan a nuestra imaginación, los humanos nosotros nos distinguimos por otros rasgos como por ejemplo el lenguaje. El mecanismo de evolución por medio de la Selección Natural es aplicable a humanos con la inexorable certeza de su lógica: rasgos heredables para los cuales existe variación, cambian sus frecuencias poblacionales si provocan variación en la eficacia biológica inclusiva de su portador, resultando en lo que conocemos como adaptaciones. Las adaptaciones surgirán a los saltos o continuas, rápidas o lentas, pero surgirán como producto de la Selección Natural (Kacelnik y Krebs 1996).

Si el cuerpo de los humanos es producto de la Selección Natural porqué no la psiquis. Nuestros complejos mecanismos psicológico, diseñados luego de una larga historia evolutiva nos dotó a los humanos de un repertorio muy versátil de comportamientos para resolver los problemas adaptativos de apareamiento.

Para entender las estrategias reproductivas de humanos debemos entender los problemas adaptativos del pasado, los mecanismos psicológicos producto de esas presiones y los contextos actuales que activan unas soluciones por sobre otras.

Darwin (1859) pudo explicar las diferencias entre especies por medio de su teoría de la **Selección Natural**, pero dicha teoría no podía explicar las existentes entre sexos de una misma especie. En muchas especies, machos y hembras viven en el mismo ambiente y están sujetos por tanto a presiones ambientales semejantes.¿ Por qué entonces, en muchos casos ambos sexos difieren tan marcadamente, tanto en su aspecto como conducta?. Nuevamente fue Darwin (1871) quien encontró una respuesta parcial a este problema, luego de analizar la intensa competencia que se daba entre machos de una especie dada para acceder a hembras durante la época reproductiva. Observó que muchos de los rasgos anatómicos y conductuales más desarrollados en los machos eran utilizados durante peleas y hacían que ciertos individuos vieran aumentada su capacidad para atraer y conseguir parejas. Darwin llamó al proceso evolutivo que permitía el surgimiento de dichos rasgos **Selección Sexual**.

En la actualidad el análisis de dicho fenómeno está caracterizado por una idea central: existe un conflicto de intereses entre machos y hembras durante la reproducción, donde cada sexo trata de maximizar su **éxito reproductivo** (**E.R**.) (Krebs y Davies,1981).

El presente apunte explica porqué la reproducción sexual es vista en estos términos, analizando principalmente las diferencias fundamentales en los costos que implica la reproducción para uno y otro sexo. Para ello, se presentarán inicialmente tres fenómenos relacionados: *el origen, la proporción y el papel de los sexos*, de cuya comprensión surgirán los conceptos de Selección Sexual y más adelante, el de *Sistemas de Apareamiento*. Por último se presentará una síntesis de cómo se entiende bajo esta teoría la evolución de las estrategias reproductivas en humanos.

SELECCIÓN SEXUAL:

Origen y Consecuencias de la Selección Sexual

A) ***Origen de dos sexos: macho y hembra***.

La reproducción sexual implica la formación de gametas a través del proceso meiótico y la unión de dos gametas para dar origen a la cigota. Según existan o no diferencias entre dichas gametas se habla de sexo anisogamético o isogamético.

En la **anisogamia** se diferencian dos sexos, macho y hembra. La gameta femenina (óvulo) es generalmente grande, con reservas de nutrientes y poca movilidad; la masculina (espermatozoide) es por el contrario pequeña, sin reservas y muy móvil. Como tanto macho como hembra parten de cantidades semejantes de material gonadal (tejido para producción de gametas), aquel sexo que produce gametas grandes podrá generar pocas (hembra), mientras que serán muchas las que produzca el sexo con gametas pequeñas (macho)

El origen de la anisogamia puede ser explicado desde un punto de vista selectivo de acuerdo con la hipótesis de Parker, Bateman y Smith (1972) realizando ciertas asunciones (para una revisión moderna de la teoría ver Randerson y Hurst, 2001):

1) La reproducción es sexual, con producción de gametas por meiosis seguida de la fusión de gametas para formar el cigoto.

2) La probabilidad de supervivencia de un cigoto se incrementa en función del tamaño del mismo.

3) El tamaño total de las gametas producidas esta limitado a la masa de tejido germinal (gonadal). A partir de dicha masa de tejido se pueden producir muchas gametas pequeñas o pocas gametas grandes.

4) Hay un tamaño mínimo de gametas por debajo del cual las gametas no son viables.

Con estas condiciones dadas supongamos una población isogamética de partida, donde todas las gametas son móviles y de un tamaño tal que pueden funcionar como tales. Si existe en la población ciertas variaciones en el tamaño de las gametas, las de mayor tamaño con respecto a la media poblacional dará origen a cigotas más grandes y por lo tanto con mayor probabilidad de supervivencia. Las gametas grandes serían seleccionadas positivamente y al poseer poca movilidad, favorecerían la co-evolución de gametas pequeñas de gran movilidad que puedan encontrar y fusionarse a las grandes. Las gametas pequeñas carentes de nutrientes "parasitarían" a las grandes. Finalmente, las pequeñas (*espermatozoides*) se habrían técnico en el movimiento a expensas de su falta de reservas, mientras las grandes (*óvulos*) concentrarían alimento, careciendo así por completo de movilidad. Además, como ya se mencionó, partiendo de cantidades semejantes de material gonadal, aquel sexo que produce gametas grandes podrá generar pocas, mientras que serán muchas las que produzca el sexo con gametas pequeñas (Figura 1).

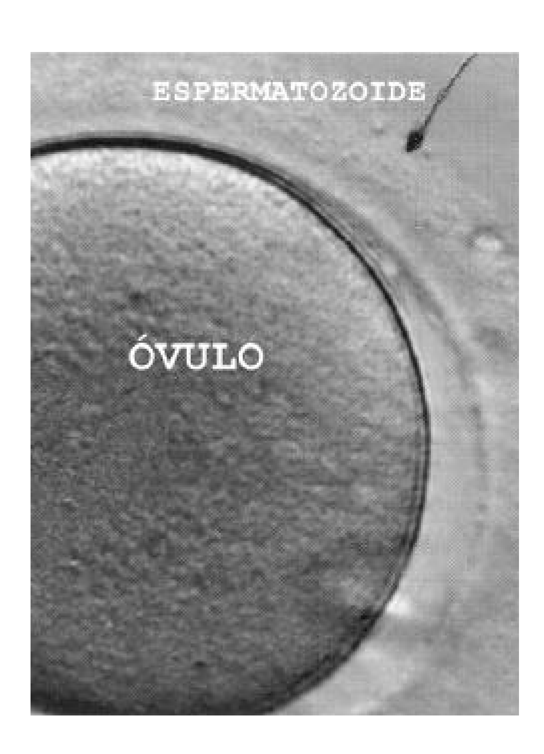


Figura 1:
Fotografía de Óvulo y Espermatozoide de Humanos. Ejemplo de la relación de tamaño entre gameta femenina y masculina.

Una hipótesis alternativa a la anterior y de aplicación más general (Hurst and Hamilton, 1992), permite abordar no sólo la pregunta de por qué dos sexos (anisogamia), sino ir más allá y dar respuesta al cuestionamiento de por qué tan solo dos sexos y no más.

Para una población típica bisexuada con proporción de sexos 1:1, cada individuo puede elegir a su pareja de solo el 50% de la población (aquellos del sexo opuesto). Si el propósito de un sexo al unirse a otro, es el de intercambiar material genético, que mejor que incrementar el número potencial de parejas pudiendo así reducir el tiempo y energía invertido en busca de una pareja. Una forma de lograr esto es aumentando el número de sexos de manera de incrementar la población de potenciales parejas. Luego debería utilizarse una regla del tipo "Me apareo con todo aquel que tenga un sexo distinto al mío" y con seguridad mis potenciales parejas serán mucho más que el 50% de la población.

La hipótesis de Hurst y Hamilton esta basada en la idea del "Conflicto Intragenómico".resultado de la acción de elementos genéticos egoístas (Hurst, et. al. 1992) Durante la fusión de las gametas , el AND nuclear de cada una de las células se junta y pasa a ser el nuevo material genético de la célula hija, pudiendo existir conflicto entre la expresión de la información contenida en la porción paterna y materna del nuevo núcleo (Haig & Graham, 1991). Pero donde se hace más marcado el conflicto es entre organelas como las mitocondrias (animales) y cloroplastos (vegetales), portantes estas de la llamada herencia materna (ambos tipos de organelas poseen información genética pero que se transmite a través del citoplasma materno). La principal razón sería que los genes citoplasmáticos provenientes de organelas maternas y paternas no se juntan sino que permanecen en organelas separadas y no hay razón por la cual deban compartir el citoplasma unas con otras. Debido a esto podrían surgir organelas mutantes capaces de eliminar a la "invasora", existiendo de hecho buena evidencia de que las mitocondrias pueden usar enzimas de restricción para degradarse unas a otras.

Es tal el daño que puede ocasionar a una célula dichos conflictos intra-genómicos, que los sexos evolucionaron para evitar la "batalla" entre organelas. Supongamos un sistema simple bisexual, donde uno de los sexos, digamos el macho o tipo (-), se desarma unilateralmente, eliminando sus organelas y nunca pasando genes citoplasmáticos a la siguiente generación, mientras que el otro sexo, la hembra o tipo (+), perpetúa la herencia citoplasmática. Así, los machos se habrían especializado en producir espermatozoides pequeños desprovistos de organelas y la hembras grandes óvulos con abundantes organelas en un gran citoplasma. Este esquema puesto bajo condiciones realistas evolutivas lleva a la fijación de ambas estrategias, un sexo que se deshace de las organelas y otro que porta la herencia citoplasmática.

Los organismos que poseen sexo pueden ser divididos en dos grupos: aquellos que fusionan células durante el apareamiento y aquellos que se reproducen sin fusión y donde solo existe un pasaje de núcleo entre una célula y otra. Según Hurst, en función de este agrupamiento y de lo expuesto arriba, surge una muy importante predicción, la cual consiste en que sólo habrá verdaderos sexos para aquellos organismos del primer grupo; ya que únicamente ellos poseen un verdadero riesgo de batalla entre organelas. Si tomamos dos organismos unicelulares a modo de ejemplo veremos que, las *Clamydomonas* (algas verde-azules) fusionan su citoplasma, existiendo dos sexos (+) y (-) donde sólo el sexo (+) posee cloroplastos. En el caso de ciertos ciliados como el *Paramecium* (paramecios), durante el apareamiento practican la llamada *conjugación*, contactándose longitudinalmente pero sin fusionarse. Sólo intercambian material genético de los llamados micronúcleos, a través de un pequeño orificio practicado en cada membrana celular de la pareja, por el cual no se intercambian organelas. Tal cual lo predicho por Hurst, estos organismos no poseen verdaderos sexos y muestran gran variedad de apareamientos nucleares, asegurándose así poder aparearse con la mayor parte de la población.

B) ***Consecuencias de la anisogamia y proporción de sexos***:

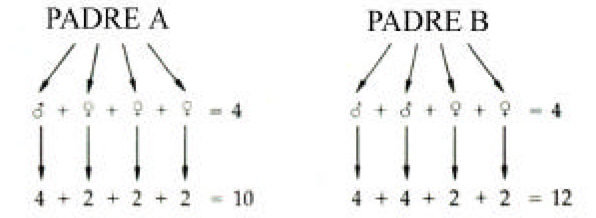
b1) Éxitos reproductivos diferenciales entre sexos: Una de las consecuencias inmediatas de la anisogamia es que la proporción de gametas masculinas respecto de las femeninas se incrementa ya que el macho produce infinidad de gametas pequeñas y la hembra unas pocas grandes. Por ejemplo un macho humano produce muchas más gametas en una eyaculación, que una hembra a lo largo de su vida.

Asumiendo que la selección natural opera maximizando el éxito reproductivo individual, la estrategia reproductiva predecible en caso de anisogamia y dependiendo del sexo, puede considerarse como:

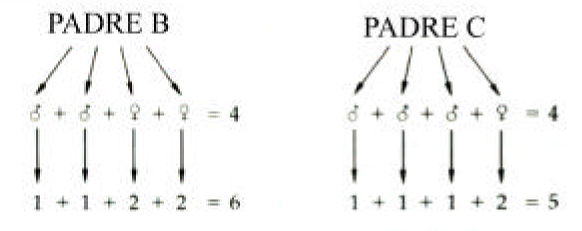
i) Los machos pueden incrementar teóricamente hasta el infinito el número de fertilizaciones y su potencial reproductivo estará limitado casi exclusivamente por el número de parejas que consiga.

ii) Las hembras, por el contrario, no ganan nada con aparearse con muchos machos (ya que poseen uno o muy pocos óvulos fecundables) y su potencial reproductivo está limitado por el acceso a recursos energéticamente altos y el incremento en última instancia de la tasa de pasaje de nutrientes al huevo y la cigota.





B. MACHO : HEMBRA = 2:1



C. MACHO : HEMBRA = 1:1

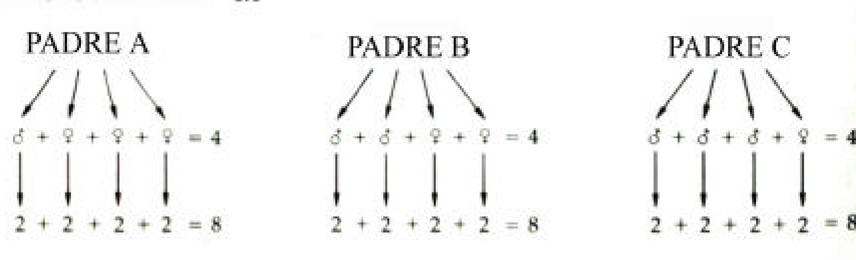


Figura 2: Efecto de la proporción de sexos sobre el éxito reproductivo diferencial de machos y hembras para tres escenarios posibles **A**: predominio de hembras; **B**: predominio de machos o **C**: proporción equilibrada. (Fisher 1930).

b2) Proporción de sexos en relación a la selección sexual: Si cada macho está capacitado para fecundar gran cantidad de hembras, la competencia para acceder a parejas dependerá en gran parte del número de hembras que existan por cada macho. Una población con una proporción de sexos macho:hembra de 1:10, es de suponer que presente menor competencia entre machos que una con proporción 1:1.

La mayoría de las poblaciones de distintas especies en estado natural presentan una proporción de sexos de 1:1 y fue Fisher (1930) quien pudo explicar dicha proporción en término de la selección individual. Fisher propuso una ingeniosa explicación basada en que **la proporción de sexos de una generación afecta el éxito reproductivo de esos individuos en la generación siguiente.** Supongamos una población que contenga 20 hembras por cada macho. Es de esperar que cada macho posea 20 veces mayor éxito reproductivo que una hembra. Una pareja que tenga solamente hijos poseerá 20 veces más nietos que otra con idéntica cantidad de hijas. Inmediatamente surge de este análisis que la selección natural favorecerá a aquellos individuos que posean una tendencia a tener descendencia masculina, los cuales comenzarán a ser más abundantes en las sucesivas generaciones (Trivers y Willard, 1973). A medida que la característica de tener hijos en lugar de hijas aumenta, va incrementándose la proporción de sexos desde el inicial 1:2 hasta

llegar a 1:1. En este punto el beneficio de criar una hija o un hijo es el mismo y podemos decir entonces que la población se encuentra en equilibro y cualquier cambio en las proporciones será contra-seleccionado (Figura 2)

Siendo la proporción de sexos 1:1 y la capacidad de apareamiento de los machos (debido al tipo de gameta que producen) potencialmente ilimitada, es razonable suponer que las hembras sean un recurso escaso (Krebs y Davies, 1981). **Cuando un sexo** (en este caso la hembra) **se convierte en un recurso limitante para el otro, el resultado consiste en un incremento en la competencia entre los miembros del sexo accesible** (en este caso el macho) **para aparearse con ejemplares del sexo limitante** (Emlen y Oring, 1977).

Una experiencia que permite demostrar empíricamente lo que se propone en los puntos **b1** y **b2** fue realizada por Bateman (1948) (Figura 3) con moscas de la fruta (*Drosophila sp.*). Bateman colocó igual número de machos y hembras (1:1) en un ambiente óptimo para la reproducción. A través de marcadores genéticos pudo individualizar los padres de cada nuevo juvenil y calcular así el éxito reproductivo de cada ejemplar. Los resultados se resumen en los siguientes ítems:

Figura 3:



Los machos tuvieron una mayor variación en el éxito reproductivo que las hembras. Esto es, hubo machos que monopolizaron la mayor parte de los apareamientos mientras que otros no se aparearon.

Las hembras lograron en su gran mayoría aparearse y poseyeron éxitos reproductivos semejantes, esto esencialmente debido a que todas tuvieron acceso a un medio con abundancia de recursos para la producción de cigotas viables.

La frecuencia de cópula (más allá de la primera) no tuvo efectos sobre el éxito reproductivo de las hembras. Los machos, por el contrario, cuanto más cópulas experimentaron mayor fue su éxito reproductivo (Figura 4)

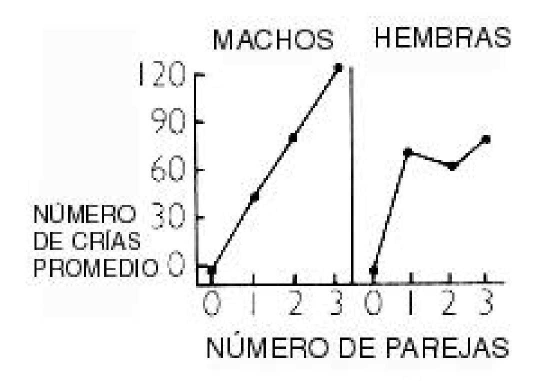


Figura 4:
Éxito reproductivo de machos y hembras de moscas del vinagre (*Drosophila sp*.) en función del número de apareamientos.
Bateman, 1948

El éxito reproductivo máximo que pudo alcanzar un macho fue mayor que el de una hembra. En promedio el éxito reproductivo de machos y hembras de una población es igual, ya que todo hijo debe necesariamente tener un padre y una madre. Pero el éxito reproductivo máximo que puede presentar un macho es mayor que el máximo alcanzado por hembras (Figura 5).

Estos resultados pasaron a conocerse como **Efecto Bateman** y permiten explicar en líneas generales las estrategias reproductivas de uno y otro sexo.

EFECTO BATEMAN (1948)

ASIMETRÍA EN LA MATERÍA PRIMA DISPONIBLE A CADA SEXO PARA MAXIMIZAR EL ÉXITO REPRODUCTIVO INDIVIDUAL

GAMETAS		
• CANTIDAD	• **ILIMITADA** 60 x 10^7 esperm/eyac.	• **ESCASAS** Cientos / vida
• COSTO	• **ECONÓMICA**	• **COSTOSAS**
ÉXITO REPRODUCTIVO MÁXIMO	• **ELEVADO** Emperador de Marruecos 1000 hijos (1727)	• **BAJO** Un hijo por año fértil
VARIANZA ÉXITO REPRODUCTIVO	• **ELEVADO** MONOPOLIZACIÓN DE HEMBRAS	• **BAJO**

Figura 5: Esquema comparativo de hembras y machos en cuanto a gametas, éxito reproductivo y varianza en el éxito reproductivo.

C) ***Consecuencias de la inversión parental relativa***:

El rol de los sexos: Competencia entre machos y hembras selectivas.

Hasta aquí hemos considerado a la anisogamia y la proporción de sexos equilibrada (1:1) como los principales responsables de la competencia sexual. En aquellas especies donde las crías reciben cuidado por parte de sus progenitores debe tomarse en consideración un nuevo efecto: **la inversión parental**. Esta se define como todo aquello que se hace para incrementar la supervivencia de una cría y que reduce la habilidad para producir una adicional. Resulta evidente que aquel progenitor que realice la mayor inversión parental estará reduciendo su capacidad para incrementar el éxito reproductivo futuro y por lo tanto existirá un conflicto entre padres en el momento del cuidado de la cría. Trivers (1972) fue el primero en poner énfasis en la relación que existe entre la inversión parental y la competencia sexual. Él propuso que **el sexo que invierta menos en la cría competirá por parejas mientras que el sexo que más invierta será selectivo en aceptar parejas**. Trivers, permitió así explicar **el porqué del rol que cada sexo posee durante la reproducción**: los machos compiten entre sí para conseguir la mayor cantidad de oportunidades para aparearse, mientras las hembras adquieren un papel no competitivo, seleccionando entre los machos cortejantes. (Figura 6)

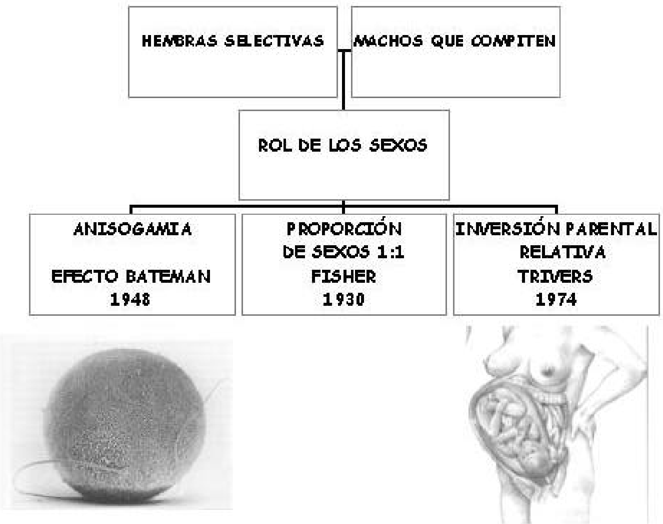


Figura 6: Definición del Rol de los Sexos como consecuencia de la anisogamia, inversión parental relativa y proporción de sexos equilibrada (1:1).

La anisogamia es el primer ejemplo de asimetría en la inversión parental de los sexos ya que los nutrientes que aporta uno y otro a través de sus gametas son diferentes y sesgados hacia una mayor inversión por parte de la hembra.

Como ya fue mencionado, el potencial reproductivo de un macho es muy alto y por lo tanto un macho efectivo en conseguir parejas puede obtener una pronunciada ganancia en su éxito reproductivo individual. Los machos, por lo tanto, se especializan en conseguir parejas, sin discriminar la calidad de las mismas, y como éstas son limitadas deben competir con otros de su mismo sexo. Las hembras, como se mencionó en el punto (b2), no ganan significativamente más al copular varias veces, y como la inversión que realizan para producir gametas y cuidar las crías es muy alta, deben seleccionar con cuidado su posible pareja. Citando un ejemplo extremo que permita evaluar los costos de un apareamiento indiscriminado, consideremos a un macho y una hembra que se aparean con un ejemplar de otra especie. Cabe mencionar primero que los apareamientos entre especies distintas llevan a la infertilidad de la cigota o a una baja probabilidad de sobrevida de las crías híbridas (Mayr, 1963). Para un macho, la cruza no acarrea mayores costos ya que por un lado produce mucha más esperma de la que necesita para copular a las hembras que consiga y por otro no se ocupa, en general, de la crianza. Para la hembra, por el contrario, implica la pérdida de la energía invertida en la producción de sus costosas gametas, o en la crianza, si es que la cigota llega a ser viable (Wittemberger, 1981). Además, debemos tener en cuenta el beneficio que, para uno y otro sexo, implica que una cópula se traduzca en una cría. Para un macho, como el éxito reproductivo es grande, una cría que se pierde implica un pequeño porcentaje de su producción total. Para una hembra por el contrario una cría puede representar un porcentaje importante de su éxito reproductivo (Figura 7). Pueden comprenderse ahora los costos que implica para una hembra no ser selectiva y cabe aclarar que dicha selectividad no implica sólo elegir la especie sino también ciertos machos dentro de su especie.



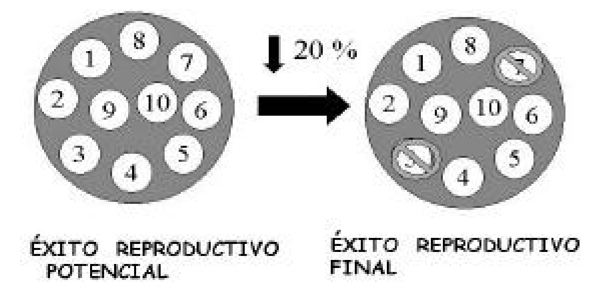


Figura 7: Caída en el Éxito Reproductivo Potencial (número de óvulos de las hembras debido a la falta de selectividad).

D) ***Selección sexual y evolución de los caracteres sexuales secundarios***

Con la información de los puntos anteriores se está ahora en condiciones de comprender mejor el concepto de selección sexual. No es suficiente que un animal cuente con los rasgos necesarios para sobrevivir, esto es para conseguir alimento, evitar predadores, etc, modelados éstos por la selección natural. Los animales deben, además,

producir descendencia y esto implica contar con los rasgos necesarios para cumplir lo mejor posible con el papel que le corresponde a cada sexo durante la reproducción. **La selección sexual es el proceso que modela dichos rasgos, los cuales dan a ciertos individuos ventajas sobre otros de su mismo sexo para competir y obtener apareamientos exitosos**. Tanto la anisogamia, la proporción de sexos 1:1 como la inversión parental relativa son, como ya vimos, el origen de dicha competencia y en última instancia de la selección sexual. La selección sexual, al igual que otras formas de competencia, es particularmente potente porque tiene las características de una "carrera armamentista" (Partridge y Halliday, 1984). Esto quiere decir que si la aparición de un "arma" (carácter utilizado para competir) le confiere ventajas a un individuo, se seleccionará la misma ventaja en sus competidores (West-Eberhard, 1983). Vale resaltar que esto solo implica que aquellos descendientes que hereden el rasgo serán, más exitosos, no que el rasgo se modificará en los sujetos existentes.

Una característica muy importante de la selección sexual es que depende de la frecuencia. Esto quiere decir que, por ejemplo, las ventajas que un determinado nivel de agresividad le confiere a un individuo para conseguir parejas dependen exclusivamente del grado de agresividad de sus competidores.

La intensidad de la selección sexual depende del grado de competencia por parejas. Esto está sujeto a dos factores: la diferencia en la inversión parental que realiza cada sexo y la proporción de machos y hembras reproductivamente aptos (llamada proporción operacional de sexos). Cuanto menor es la co-participación de los sexos en la crianza, mayor es la selección sexual, debido a que uno de los sexos (el que menos coopera) dispondrá de tiempo y energía suficiente como para buscar nuevas parejas por las cuales deberá competir. Cuanto mayor sea la sincronización de ambos sexos en ser reproductivamente receptivos, menor será la competencia y por ende la selección sexual. Esto, pues la monopolización de parejas resulta energéticamente muy costosa debido a que en un corto tiempo se debe defender y copular a todas las parejas potenciales. El resultado común de ambos factores es que un sexo puede acaparar más de una pareja. Sin embargo es importante destacar que debe existir monopolización ya que esto implica que ciertos individuos tienen un alto éxito reproductivo mientras que otros casi no llegan a copular. Debe tenerse siempre en cuenta que en última instancia la intensidad de selección depende de la variación en el éxito reproductivo que existe entre individuos de un mismo sexo.

Los rasgos surgidos por la acción de la selección sexual son llamados **caracteres sexuales secundarios** y cumplen dos funciones principales, según actúen intra-sexualmente o Inter.-sexualmente. Por un lado, son de gran importancia para la lucha entre individuos de un mismo sexo (machos) y hacen a ciertos individuos más aptos para la competencia (**selección intrasexual**). Por otro lado actúan como estímulos discriminantes durante la elección que realiza el otro sexo (hembras) y hacen que ciertos individuos sean más atractivos (**selección intersexual**). Ejemplos de caracteres sexuales secundarios son: tamaño, agresividad, ornamentas, coloración, etc. y son reconocibles por cuatro propiedades básicas: (1) Están restringidos a un sexo (generalmente machos). (2) No se desarrollan hasta alcanzar la madurez sexual. (3) Generalmente, aunque no siempre, aparecen durante la época reproductiva. (4) Usualmente no incrementan la supervivencia sino que la reducen (Clutton-Brock y otros, 1982).

<u>Selección intrasexual:</u>

La competencia de los machos por hembras es especialmente intensa en animales poligámicos ya que algunos machos acaparan gran parte de las hembras mientras que otros no consiguen ninguna. Dos son las formas de competencia descriptas para machos, la *competencia por parejas y la competencia espermática.*

<u>Competencia por parejas</u>:

Se presenta en tres formas posibles:

A) interacción agresiva que limita el acceso de otros machos a un recurso que las hembras necesitan o bien a las hembras propiamente dichas.

B) competencia para dispersarse y encontrar hembras receptivas.

C) competencia durante el cortejo para ser elegido por las hembras.

A) Interacción agresiva que limita el acceso de otros machos a un recurso que las hembras necesitan o bien a las hembras propiamente dichas.

a1) Los machos defienden recursos esenciales para las hembras:

El grado de monopolización de hembras (la intensidad de selección sexual) dependerá del grado en que puedan ser monopolizados los recursos. Cuando los recursos están distribuidos en forma impredecible o espacialmente agrupados, ciertos machos pueden defender esas áreas de mejor calidad. Si son escasas y críticas para la reproducción de las hembras, estás se concentrarán en dichos territorios y los machos dueños de los mismos se verán favorecidos. En ciertas especies de picaflores, los machos establecen sus territorios (Stiles y Wolf, 1970) en áreas donde se concentran las flores con alta producción de néctar. Aquel macho que logre establecer su territorio en esas áreas contará con pareja segura, ya que las hembras requieren de las flores para poder criar y por lo tanto se concentran en esos lugares. Los machos permiten el ingreso de las hembras pero expulsan todo macho que se acerque a su territorio. Es importante resaltar que lo que las hembras están eligiendo son áreas con determinada calidad de recursos y no un tipo determinado de macho.

a2) Los machos defienden a las hembras como recurso limitante:

Cuando las hembras son gregarias por razones ajenas a la reproducción, su tendencia a agruparse facilita la monopolización por parte de ciertos machos. Las causas del gregarismo en la hembra pueden ser varias, como por ejemplo el aumento de la eficiencia en la alimentación por estar en grupo, transmisión cultural de hábitos aprendidos, etc. (Emlen y Oring, 1977). Uno de los ejemplos mejor estudiados es el de una población insular de ciervos colorados (*Cervus elaphus*) donde ciertos machos adultos pueden llegar a poseer harenes de aproximadamente 30 hembras. Los dueños de harén no están restringidos a un área invariable, sino que se desplazan con su grupo de hembras, impidiendo que éstas se separen del grupo o que otros machos traten de raptarlas.

B) Competencia para dispersarse y encontrar hembras receptivas.

En la gran mayoría de las especies, el macho es el sexo dispersivo, lo que implica que se aleja más del área de nacimiento. Existen muchos estudios sobre este fenómeno (Greenwood, 1980) y tal vez uno de los más analizados es el del babuino oliváceo (*Papio*

anubis), un primate que vive en tropas integradas por varias hembras y unos pocos machos. Un estudio continuo de 9 años permitió registrar 50 desplazamientos donde individuos cambiaban de área y tropa; de estos, sólo 3 fueron realizados por hembras (Packer, 1979). Los machos, al dispersarse, incrementaban la probabilidad de conseguir hembras receptivas ya que en el babuino existe un gran asincronismo en el momento en que las hembras son receptivas y no existe una época específica para el apareamiento.

Los machos que más se dispersen verán incrementado su éxito reproductivo y por lo tanto existirá una fuerte presión de selección sobre aquellos rasgos que permiten la dispersión. Este tipo de competencia es nuevamente más frecuente en especies poligínicas.

C) competencia durante el cortejo para ser elegido por las hembras.

Durante la época reproductiva los machos son sumamente activos y conspicuos. La producción de sonidos es una forma de competencia estudiada en diferentes grupos de vertebrados: aves (Catchpole, 1982), mamiferos (Clutton-Brock y otros, 1982) y anfibios (Whitney y Krebs, 1975 a,b), es en este último grupo donde se han encontrado resultados más contundentes. Los machos de la rana arborícola del Pacífico (*Hyla regilla*) repelen a otros machos y atraen hembras a través de sus vocalizaciones. Es importante distinguir dos etapas en este fenómeno. En un primer momento, los cantos sirven para que, tanto la hembra como los machos competidores, detecten al ejemplar emisor. Esto permite alejar a los machos y atraer a las hembras. En un segundo momento, el canto empieza a ser utilizado por la hembra como estímulo que le permite distinguir entre distintos machos (selección intersexual), siendo en esta especie el macho más elegido aquel que produzca sonidos de mayor intensidad y más frecuentemente (Whitney y Krebs, 1975).

Consecuencias de la selección intrasexual:

La consecuencia más inmediata es el acentuado dimorfismo entre sexos, debido al surgimiento de los caracteres sexuales secundarios.

La selección intrasexual posee efectos muy marcados sobre la supervivencia de los machos. Muchos de los caracteres sexuales secundarios modelados por dicha forma de selección, como son el incremento de tamaño, la producción de sonidos, la riqueza de colores, las armas para la lucha (cornamentas), etc., exponen a los machos a grandes riesgos de predación y estados de estrés energético. Un ejemplo claro se da en los ciervos colorados, donde la hembra está altamente especializada para competir por los recursos alimenticios, no a través de la lucha, sino optimizando las estrategias de forrajeo . Los machos además de desarrollar un cuerpo significativamente mayor que el de las hembras (lo que implica mayores necesidades alimenticias) se han especializado en competir por recursos a través de la lucha y son mucho menos eficientes que estas en cuanto a su conducta de forrajeo. Esto coloca a los machos en inferioridad de condiciones cuando compiten, sin luchas, con las hembras, por el alimento. La frecuencia de machos subalimentados es más frecuente que el de hembras (Clutton-Brock y otros, 1982).

Otra consecuencia importante de la selección intrasexual, consiste en un retardo en llegar a la edad en que son los machos reproductivamente aptos. Esto se debe principalmente al tiempo de maduración de las estructuras sexuales secundarias sin las cuales el individuo no está capacitado para competir por parejas (Wittemberger, 1981). Por ejemplo, en aquellas especies donde se utilizan estructuras óseas como armas para la pelea,

la maduración de dichas estructuras implica varios años hasta poseer un tamaño suficiente como para poder competir.

Competencia espermática y Riesgo de paternidad:

El macho no sólo debe conseguir pareja; asegurarse que sus cópulas se conviertan en óvulos fertilizados es una de las tareas complementarias más importantes que debe realizar. Para ello, además de conseguir pareja y copular, debe evitar que la hembra copule con otros machos, y en caso de que esto ocurra, debe competir con los machos intrusos para que su esperma sea la que llegue al óvulo.

El fenómeno de competencia espermática es mucho más intenso para determinados estilos reproductivos y ciertas especies. En un extremo están aquellos grupos de fecundación externa donde los machos con espermatozoides más móviles y en mayor cantidad tendrán mayor probabilidad de fecundar óvulos. Sin embargo cuanto más pequeño sea el espermatozoide mayor será su mortalidad. Así es que existe un juego de compromiso entre movilidad y tamaño. La mortalidad de los espermatozoides aumenta con el tiempo, por ello, cuanto mayor sea la sincronización entre la puesta de óvulos y la liberación de la esperma, menor va a ser la cantidad de huevos infértiles debido a mortalidad espermática. Los machos más competitivos serán aquellos que produzcan esperma más móvil (menor tamaño) y de menor mortalidad. Este es un fenómeno que puede observarse en ciertos peces de fecundación externa.

Competencia espermática y cuidado de la pareja

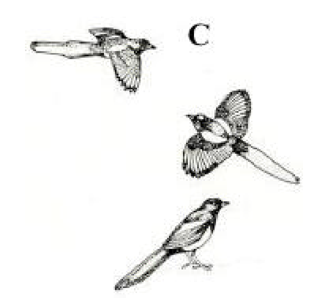


Frecuentemente machos subordinados practican estrategias alternativas como la denominada "Sneaking fucker" (Pata de Lana)

Estrategias de evitación del engaño

Cuidado de la pareja





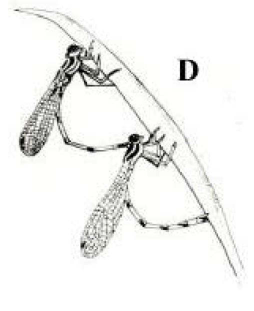


Figura 8: Diversidad de estrategias vinculadas a la disminución de los riesgos de paternidad del macho. Estas pueden ser comportamentales "A", "C" y "D" o morfológicas "B".

Al surgir la fecundación interna aparecen una serie de tácticas para la competencia espermática que van desde modificaciones del pene para retirar la esperma de los competidores (Foto B de figura 8) hasta sellar la vagina de la hembra luego de la cópula, pasando por toda una diversidad de comportamientos que implican el cuidado de la pareja como prolongar la cópula (Imagen D de figura 8), expulsar a machos competidores permaneciendo siempre cerca de la hembra (Foto A e Imagen C de figura 8).

Selección Intersexual:

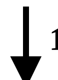
Como ya se dijo, la selección intersexual promueve la evolución de caracteres sexuales secundarios como respuesta a preferencias de apareamiento de la hembras.

Si bien la teoría de selección sexual a través de la competencia entre machos fue aceptada ampliamente, la selección sexual como resultado de la preferencia de las hembras ha sido muy criticada y difícil de comprobar. Darwin (1871) fue quien propuso la existencia de dicho fenómeno, argumentando que la hembras tenían ciertas preferencias en la elección de los machos basadas en caracteres estéticos de los mismos. En primer lugar, las críticas hacia la idea de Darwin se concentraron en que el fenómeno que proponía implicaba un desarrollado sentido de la estética por parte de las hembras. Pero la crítica más importante fue que Darwin sólo estaba proponiendo el mecanismo por el cual las hembras elegían, pero no las bases evolutivas que permitieran explicar la evolución de la preferencia de apareamiento en las hembras (Majerus, 1986).

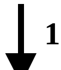
Un mecanismo para la evolución de la preferencia en hembras fue propuesto por Fisher (1930) a través de llamado **Modelo de escape**. Este contempla el beneficio, en términos de éxito reproductivo, que implica para la hembra la preferencia por ciertos machos. Fisher, sugirió que un carácter genético nuevo en machos que esté expandiéndose en la población como consecuencia de una determinada ventaja selectiva, puede ser objeto de una cierta preferencia de apareamiento genéticamente determinada en hembras. Aquellas hembras que posean la preferencia por el caracter beneficioso del macho, tendrán progenie mejor adaptada pues se habrán apareado con machos que posean dicho rasgo, el cual es muy probable haya sido heredado por sus hijos. Así como el caracter beneficioso de los machos se expandirá en la población, el caracter de preferencia, al estar asociado con el beneficioso, se verá expandido también. Hasta aquí se analizó el origen de ambos caracteres, de ahora en más comenzará a actuar el **factor de escape** al que alude el modelo, el cual permitirá la selección sexual del rasgo. Aquellos machos que posean el caracter preferido por las hembras tendrán cierta ventaja reproductiva porque, al estar expandido el caracter de preferencia, serán más elegidos por las hembras y por lo tanto conseguirán más parejas. Las hembras además de beneficiarse pues su progenie tendrá el caracter beneficioso, incrementará su número de nietos pues sus hijos serán más elegidos. Así, aquellas hembras que posean preferencias más marcadas tendrán menos posibilidades de aparearse con machos no preferidos y perderse el incremento en el número de descendientes, debido exclusivamente a lo preferidos que hubieran sido sus hijos. A su vez el macho que posea el caracter más saliente o llamativo será más fácilmente identificado y preferido. Como puede verse la tendencia es a acentuar tanto el caracter preferido como la preferencia, de manera de aprovechar al máximo los beneficios del fenómeno (figura 9).

Modelo de escape

Macho poseedor de caracter ventajoso y heredable



Hembras con preferencia por machos con ese caracter
se aparean con ellos y producen crías con ese caracter



El caracter de preferencia se expande en la población
debido a la asociación con el ventajoso del macho

1

las hembras que se apareen con machos preferidos
tendrán mas nietos, ya que sus hijos serán más preferidos

2

Las hembras desarrollaran una fuerte preferencia
por ese caracter

2

Los machos que presentes mayor saliencia en el caracter
serán más seleccionados

2

Incremento del caracter hasta ser contraseleccionado

1: origen de la preferencia
2: fenómeno de escape

Figura 9: Modelo de escape de Fisher (1930)

Lamentablemente Fisher no expuso su teoría en función de la genética Mendeliana y eso restó credibilidad al modelo. Más recientemente diferentes autores realizaron formulaciones genéticas alternativas (O'Donald, 1980; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982) , caracterizadas por que explican la selección de carácteres sexuales secundarios sin necesidad de que dichos carácteres posean inicialmente alguna ventaja adaptativa. La preferencia por un dado carácter neutral en machos puede surgir simplemente por cualquier evento azaroso como la deriva genética y, una vez aparecida la preferencia, se da inicio al proceso de escape (Majerus, 1986).

Las aves son uno de los grupos que mejor permite ilustrar la preferencia de las hembras por caracteres sexuales secundarios muy desarrollados. El pájaro viuda de cola larga (*Euplectes progne*) presenta un gran dimorfismo sexual, siendo el macho negro con una larga cola y la hembra marrón y carente de cola. Andersson (1982) alteró el largo de la cola de ciertos machos colocándole a algunos lo que a otros les extraía. Dos grupos sirvieron de controles, uno al cual se les cortaba la cola y se les volvía a pegar y el otro donde sólo eran capturados y liberados. Cada macho en esta especie posee un territorio donde varias hembras anidan. Andersson revisó 9 territorios de cada uno de los cuatro tipos de animal : de cola cortada, de cola alargada, de cola cortada y pegada e intactos. Los resultados pueden apreciarse en la figura 10 donde se comprueba una marcada diferencia en la preferencia por uno y otro macho.

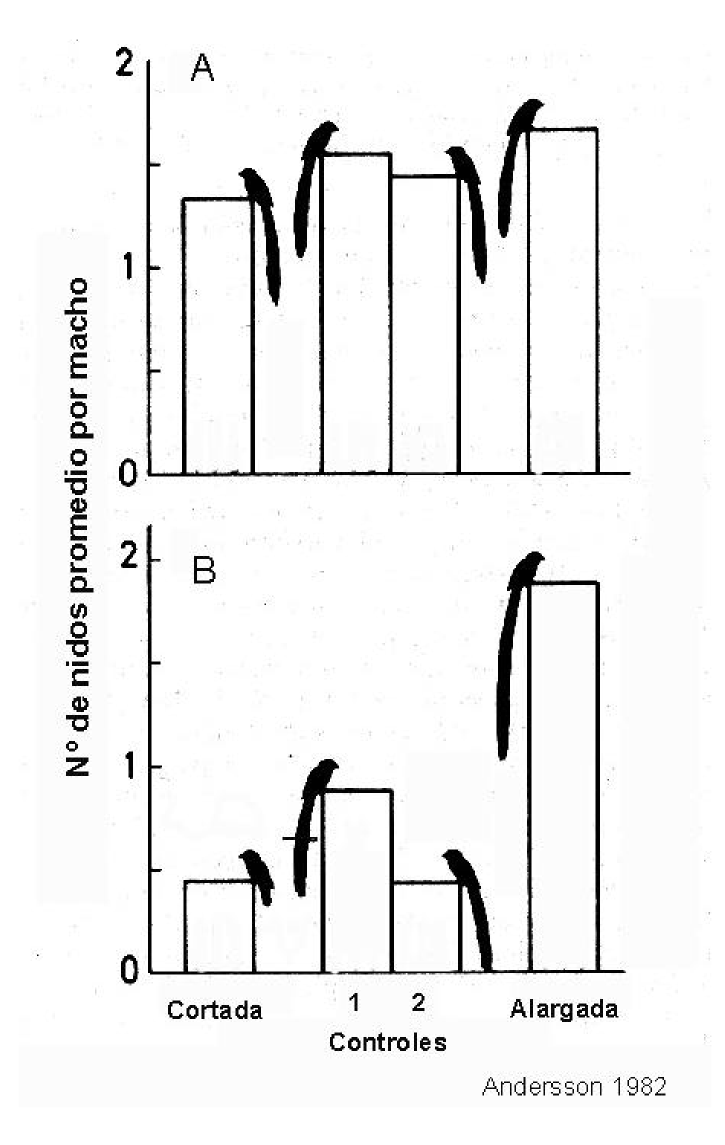


Figura 10: Cambios en el Éxito de Apareamiento en el pájaro viuda de cola larga (Euplectes progne), luego de la manipulación del largo de cola de 36 machos.
A) Nº promedio de nidos activos por territorio. Se evaluaron 9 machos por cada tratamiento.
B) Nº de nuevos nidos en cada territorio luego de la manipulación.
Los cuatro tratamientos son:
Cortada= se les cortó la cola.
Alargada= se les agregó un pedazo de cola
Control 1= se les corto y volvió a pegar la cola.
Control 2= se los capturó y liberó.

Andersson 1982 (Nature)

Son muchos los casos donde la preferencia de la hembra no es hacia machos con caracteres neutros sino que benefician directamente a la hembra más allá del beneficio que el proceso de escape pudiera darle. Uno de los más evidentes es el de aparearse con individuos

de su especie pero no emparentados, evitando así la hibridización (cruza entre especies distintas) y la endogamia (cruza entre parientes), estos últimos son fenómenos que reducen la viabilidad de las crías, por lo cual evitarlos aumenta el éxito reproductivo de la hembra. Uno de los beneficios más discutidos es el de incrementar la calidad genética de las crías, a partir de la elección de un buen macho. Si una hembra se aparea con un macho que es hábil en conseguir comida o escapar de predadores, sus hijos heredarán esas habilidades. Un ejemplo que muestra este tipo de preferencia es el de las hembras de elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) donde se da una elección activa de ciertos machos por parte de la hembra. En esta especie las hembras se concentran en determinadas playas para parir y son defendidas por ciertos machos dueños de harén. Se pudo observar (Cox y Le Boeuf, 1977) que la hembra emite ciertas vocalizaciones cuando machos de bajo rango intentan copularla, el resultado de dicha conducta es la atracción de otros machos. Aquel macho que pueda desplazar al de menor rango poseerá seguramente mejores condiciones para la lucha y la hembra permite que ese macho la copule.

Otro caso en el cual la hembra se beneficia en forma directa es cuando el macho posee la conducta de llevarle comida, durante el cortejo. El hecho de que el macho entregue comida indica una cierta predisposición para alimentar a la hembra y la progenie durante la época de crianza. En otros casos, la entrega de comida resulta esencial para la producción de huevos, como por ejemplo en una especie de insecto *Hylobaltaus apicolis*, que entrega una presa a la hembra durante la cópula; la hembra elige entonces al macho con que copula dependiendo del tamaño de la presa. El suministro de recursos aumenta la producción y viabilidad de los huevos, además de eliminar el riesgo de predación a la que está sujeta la hembra mientras busca alimento. Los machos compiten entre sí por conseguir la presa más grande y presentársela a las potenciales parejas.

Conclusiones:

La información analizada hasta aquí permite reconocer, en líneas generales y en teoría cuál es la estrategia que permite a cada sexo incrementar su éxito reproductivo. Asimismo, es claro que dicha estrategia generalmente no es coincidente y que la anisogamia es la principal causante del conflicto entre sexos.

El macho, a través de la competencia, tratará de acaparar la mayor cantidad de apareamientos posibles sin invertir en la crianza ya que le restaría tiempo y energía para conseguir nuevas parejas. La hembra, por el contrario, tratará de acceder a recursos energéticamente altos e intentará que el macho permanezca junto a ella realizando cuidado parental y protegiendo los recursos; esto lo logrará parcialmente evitando que el macho se apareé con otras hembras.

SISTEMAS DE APAREAMIENTO:

Las conclusiones de los puntos anteriores expresan en líneas generales cuáles son las estrategias que en teoría cada sexo utilizará para conseguir pareja e incrementar su éxito reproductivo. Sin embargo dos tipos de factores son los que dan la forma final a dichas estrategias, limitando la expresión de las mismas. Por un lado están los factores filogenéticos relacionados con la conducta reproductiva, como lo es el tipo de fertilización que posee un grupo determinado, lo cual condiciona la participación de uno y otro sexo en el cuidado

parental. Un ejemplo claro es el de los peces donde existen especies de fertilización externa e interna. Cuando la fertilización es externa el macho es generalmente el encargado del cuidado, cuando es interna la hembra es la que invierte en las crías (figura 11).

Cuidado parental	Paterno	Materno	Ambos
Fertilización externa	28	6	8
Fertilización interna	2	10	0

Figura 11: Número de familias de peces (Bony) en los cuales, el cuidado parental es paterno, materno o de ambos, en función del tipo de fertilización: Krebs y Davies, 1981.

Si un macho por razones filogenéticas se ocupa del cuidado parental no podrá disponer del tiempo y energía necesarios para conseguir nuevas parejas y por lo tanto no practicará la estrategia que en teoría le es más conveniente. Por otro lado los **factores ecológicos** determinan el potencial para monopolizar parejas y por ende limitan la capacidad teórica que ciertos individuos poseerían para acaparar varias parejas. Esto resulta particularmente importante pues los constreñimientos ecológicos al controlar el grado de monopolización, están controlando el grado de competencia y en última instancia la intensidad de la selección sexual. Para dar un ejemplo hipotético que permita aclarar esta idea, supongamos machos de una población dada, que potencialmente tienden a conseguir muchas parejas a través de la monopolización de recursos de interés para las hembras. Si los recursos no son energéticamente defendibles (constreñimientos ecológicos), tendrán que limitarse a conseguir una única pareja y muy probablemente coopere con la hembra en el cuidado parental, ya que deben asegurarse que la escasa progenie que logren, tenga una alta probabilidad de sobrevivir. Dos son las consecuencias más importantes que se desprenden de un ejemplo como este. En primer lugar existirá una reducción en la competencia y por consiguiente será menor la intensidad de la selección sexual así como el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. En segundo lugar, el macho realizará cuidado parental, conducta que no incluida en el papel que éste cumple en la reproducción.

La suma de conductas y adaptaciones físicas utilizadas específicamente para conseguir pareja y algunas de las consecuencias sociales de las mismas, constituyen los llamados **Sistemas de Apareamiento** (Vehrencap y Bradbury, 1984). Conocer, las estrategias que en teoría permiten a cada sexo incrementar su éxito reproductivo, los rasgos filogenéticos de cada grupo y los constreñimientos ecológicos que modulan el desempeño final, resultará imprescindible para comprender el sistema de apareamiento de una población dada.

Debido a que las características filogenéticas, exceptuando por su generalidad a la anisogamia, son diferentes y específicas de cada grupo, no permiten hacer un análisis generalizado de los distintos sistemas de apareamiento. Sin embargo las estrategias potenciales de cada sexo y ciertas variables ecológicas, posibilitan explicar la forma que los sistemas adoptan, los cuales están caracterizados por: (**i**) número de parejas adquiridas, (**ii**) la forma en que se adquieren las parejas, (**iii**) el aspecto y características de cada pareja y (**iv**) el tipo de cuidado parental provisto por cada sexo (Emlen y Oring, 1977).

Debido al "efecto Bateman", los animales son potencialmente polígamos. Los experimentos de Bateman estaban caracterizados por trabajar en condiciones ambientales sin limitaciones de recursos o sea sin restricciones ecológicas. Considerando entonces a la poligamia como el sistema potencial de partida, se analizará de que manera los constreñimientos ecológicos condicionan a la poligamia y genera nuevos sistemas de apareamiento.

Dos son las condiciones ambientales que actualmente favorecen la evolución de la poligamia (figura 12). En primer lugar que las parejas o, los recursos para atraerlas sean energéticamente defendibles. El Potencial Ambiental para la Poligamia (PAP) mide cuán económicamente monopolizables son las parejas en determinado ambiente. Depende de varios factores ambientales pero principalmente del espaciamiento temporal y espacial de los recursos. La segunda condición es la habilidad de los animales para aprovechar un determinado PAP. Esto depende principalmente de factores filogenéticos y de factores ecológicos (Emlen y Oring, 1977).

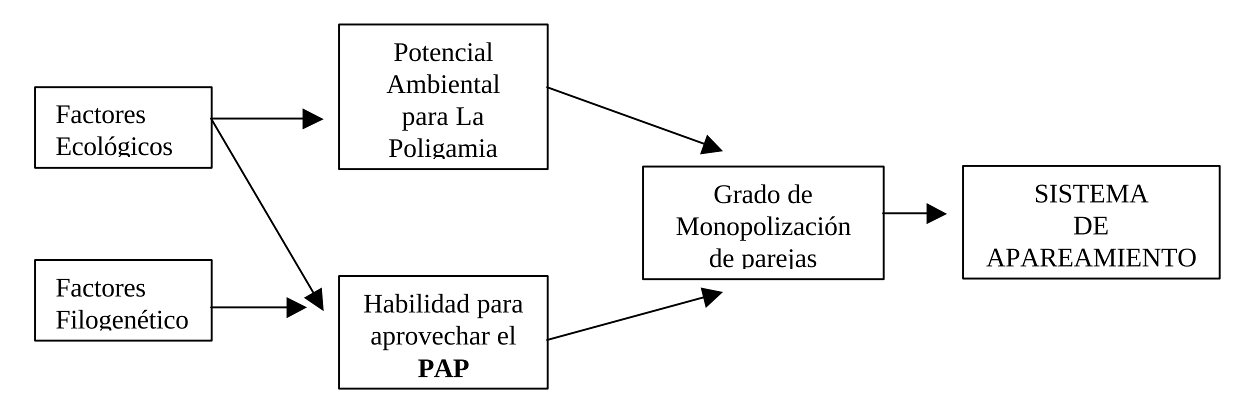


Figura 12: Esquema general de los factores determinantes de los sistemas de apareamiento. Emlen y Oring, 1977.

Supongamos que el PAP para una población es elevado, pero que por razones filogéneticas ambos sexos invierten en el cuidado parental, el PAP no podrá ser aprovechado debido a la incompatibilidad de criar y conseguir nuevas parejas. Sin embargo, si los recursos son superabundantes de manera que un solo padre puede, con un costo mínimo, realizar la inversión parental, es de esperar que se incremente el aprovechamiento del PAP por parte del padre emancipado. Es claro entonces que los factores ecológicos afectan tanto al PAP como a la habilidad para aprovecharlo (figura 12).

Factores ecológicos claves:

Distribución espacial de los recursos:

Los recursos más críticos son principalmente, el alimento, los refugios, los sitios para colocar huevos o parir, sitios para criar, etc. Existe toda una gama en la distribución espacial de dichos recursos que va desde una distribución uniforme hasta una desigual con

áreas de abundancia y otras pobres. El PAP de una distribución uniforme es bajo y la territorialidad con monogamia (al menos aparente) es el sistema resultante. A medida que la irregularidad en la distribución de los recursos aumenta, se incrementa la probabilidad de conseguir parejas adicionales, ya que ciertos individuos podrán acaparar las áreas de altos recursos y con ellas las parejas. En el extremo de la distribución, cuando los recursos están altamente concentrados, el PAP será máximo y un pequeño porcentaje de individuos monopolizará la mayor proporción de los recursos. En este punto la poligamia llegará a su punto máximo, la variación en el éxito reproductivo entre individuos será alto y la selección sexual muy intensa (figura 13).

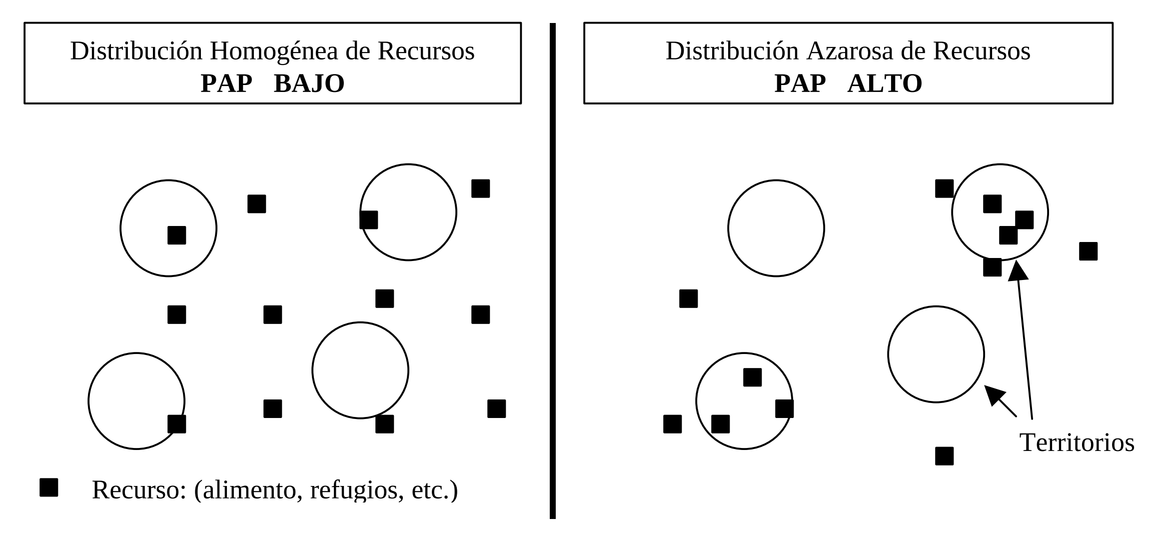


Figura 13: Representación de dos tipos de distribución espacial de recursos y el PAP resultante.

El sistema de apareamiento de los elefantes marinos constituyen un ejemplo de la relación entre defensa de un recurso, grado de monopolización y intensidad de la selección sexual y por ende del desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. Los machos defienden sectores de la playa donde las hembras van a parir y copular. Los machos se jerarquizan a través de peleas y despliegues agresivos, permitiendo a los machos dominantes monopolizar hembra y por lo tanto cópulas (figura 14).

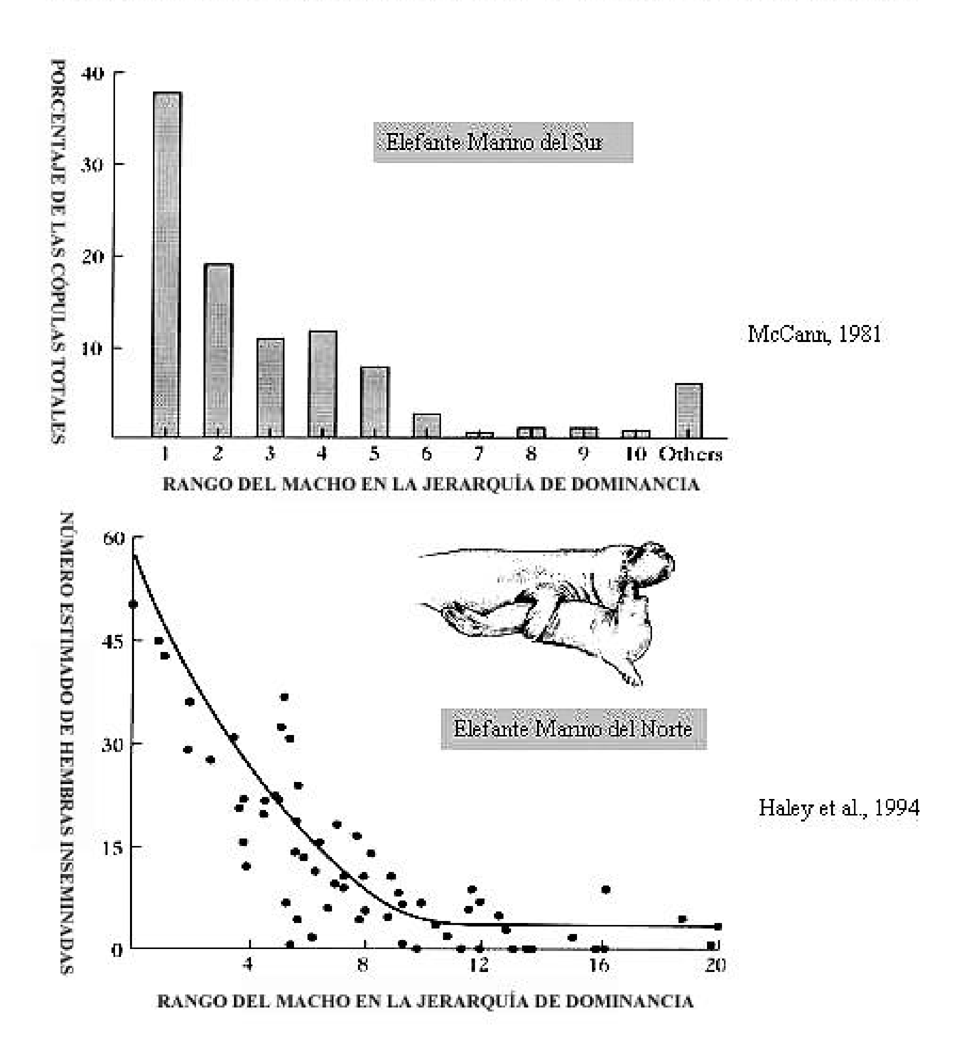


Figura 14: La elevada Intensidad de la Selección Sexual en Elefantes marinos puede predecirse en base al marcado Dimorfismo sexual y se comprueba evaluando la varianza en el grado de monopolización (Haley et al., 1994).

Distribución temporal de las parejas:

El recurso cuya variación temporal tiene efectos más marcados en la poligamia es la pareja. Generalmente existe un período limitado durante el cual un individuo es sexualmente receptivo. La sincronización con que los individuos del sexo limitante inician su período receptivo hará que el sexo que compite, también llamado sexo limitado, pueda aparease o no con más de una pareja (Emlen y Oring, 1977). Existe un espectro de distribución

temporal de parejas potenciales que va desde el sincronismo absoluto (i.e. todas son receptivas al mismo tiempo) hasta el asincronismo. A medida que el asincronismo se incrementa, aumentará la posibilidad de que ciertos individuos consigan más de una pareja. Ninguno de los extremos de la distribución promueven la poligamia. Cuando haya un asincronismo elevado será energéticamente inviable defender durante prolongados períodos los recursos que permitan atraer a las sucesivas parejas. En el extremo opuesto al existir un sincronismo absoluto no hay posibilidad de que se acaparen parejas ya que aunque ciertos individuos estén capacitados para retener parejas por un tiempo determinado, al ser todas receptivas al unísono y por un tiempo limitado, el individuo monopolizador no podrá copular exitosamente con más que una pocas.

Del análisis de la disponibilidad de parejas surge un concepto muy importante que es la **Tasa Operacional de Sexos** (**TOS**). Esta se define como la relación entre el número de hembras receptivas y el número de machos sexualmente activos, para un momento determinado. Si todas las hembras son receptivas al mismo tiempo (alta sincronización) la tasa tendrá valores cercanos a "1" y existirán pocas oportunidades para que un macho se aparee con más de una hembra (Krebs y Davies, 1981). Cuando el valor de la tasa operacional de sexos se aleja de "1" se incrementa la probabilidad de que exista poligamia.

Clasificación de los sistemas de apareamiento:

Varias son las clasificaciones propuestas por diferentes autores entre otros: Wittemberger j. F., Brown J. L., Selander, Emlen y Oring; y las diferencias están basadas en dos criterios: el número de parejas y la relación temporal, tanto en la duración como en la simultaneidad de la formación de la pareja. El presente apunte se basará en la clasificación de Emlen y Oring (1977), por ser la que hace explicito el uso de variables ecológicas como las descriptas PAP y TOS.

Tres son los Sistemas de Apareamiento principales: La Pologínia (un macho con más de una hembra), la Poliandría (una hembra con más de un macho) y la Monogamia (un macho y una hembra).

Describiremos brevemente a la Poliginia y Poliandría concentrándonos en especial en la Monogamia lo cual nos permitirá entender en particular las estrategias reproductivas en Humanos

POLIGINIA

Si las hembras, por razones ambientales o conductuales, se agrupan y ciertos machos poseen la capacidad de monopolizarlas, el sistema resultante será la poliginia.

La poliginia es el sistema que en teoría debería observarse en la naturaleza salvo que por factores filogenéticos o ecológicos no se pueda expresar. Tres son las formas de poliginia si se clasifica sobre la base de la forma en que el macho puede acceder y controlar a las hembras, poliginia por defensa de recursos, por defensa de parejas y por dominancia.

Promiscuidad: Cuando las hembras son altamente sincrónicas se dan situaciones reproductivas explosivas. Como los machos en sus áreas de despliegue no pueden acaparar parejas debido a la elevada sincronización, se generan apareamientos múltiples durante un período muy corto donde las parejas se forman y deshacen inmediatamente. Este sistema esta particularmente desarrollado en ciertos insectos y anfibios.

Condiciones para la inversión parental por parte del macho:

La poligamia se expresa en general a través de un sistema poligínico, con cuidado parental exclusivamente materno. Sin embargo en ciertos casos es la hembra la que se independiza y el sistema resultante es llamado **Poliandria**. Son pocos los ejemplos de poliandria conocidos y mayoritariamente en aves.

Las razones por las cuales el macho puede beneficiarse en criar son: i) Cuando el futuro físico de la pareja es de importancia para el macho. Esto por ejemplo cuando hay fidelidad de temporada en temporada y el macho se beneficia por tener una hembra en buen estado al año siguiente. ii) Cuando la independencia de la hembra implica la posibilidad de que ésta le de nuevas puestas de reemplazo. Las puestas de reemplazo pueden ser de gran importancia en áreas de alta predación.

El principal beneficio para la hembra es la disminución en los gastos metabólicos. La emancipación de la hembra permite una recuperación general luego del costoso proceso de fabricación y puesta de huevos.

POLIANDRIA:

Evolución de la poliandria:

La poliandria implica la inversión en el papel de los sexos, ésto es, la hembra compite y el macho realiza el cuidado parental. No habría evolucionado si el éxito reproductivo del macho no estuviera limitado por constreñimientos temporales o energéticos y el de las hembras por el acceso a parejas (Wittemberguer, 1981). Es un sistema descripto en unas pocas especies de aves y no debe confundirse con los matriarcados presente en otros grupo s donde la hembra adquiere un rol dominante pero con un sistema monogámico de apareamiento.

MONOGAMIA:

Pareja formada por un macho y una hembra donde ambos están limitados para conseguir parejas adicionales.

Las Condiciones para la monogamia son un bajo PAP o un PAP elevado pero baja habilidad para aprovecharlo.

Hay dos hipótesis principales asociadas con la evolución de la monogamia. Por un lado la denominada “Macho guardián” basada en la idea de que la reducción de los riesgos de paternidad (producto de cópulas extramaritales de su hembra y la competencia espermática) puede lograrse a través del cuidado de la pareja mediante un aumento en la permanencia del macho junto a esta.

La otra hipótesis en cambio se relaciona con aquellos escenarios donde la asistencia del macho en el cuidado parental es decisiva en la supervivencia de la cría. Así, por ejemplo uno de los pocos casos de monogamia confirmada en mamíferos se da en el denominado ratón de California (*Peromyscus californicus*) donde en estudios prolongados se detectó una monogamia real (Ribble, 1991).(figura 15)

Monogamia y Fidelidad en el ratón de California



* CRÍAS ALTAMENTE DEPENDIENTES

* LOS NACIMIENTOS SON EN PLENO INVIERNO

* MACHO Y HEMBRA SE ALTERNAN PARA CUBRIR A LAS CRIAS

En 28 familias estudiadas a lo largo de 2 años
No se detectó infidelidad.

Ribble 1991

Figura 15: Ribble mediante técnicas de determinación de filiación por ADN mostró una elevada estabilidad en las parejas de *Peromyscus californicus* en condiciones naturales.

En ciertas especies de aves se ha demostrado la importancia dela presencia del macho en el cuidado parental. A través de experiencias de remoción temporal de los machos (enviudamiento) se evaluó como cambia el éxito reproductivo de cada nido dependiendo de si la hembra ha enviudado o no. (Lyon et al. 1987; Mock and Fujioka, 1990) (figura 16)

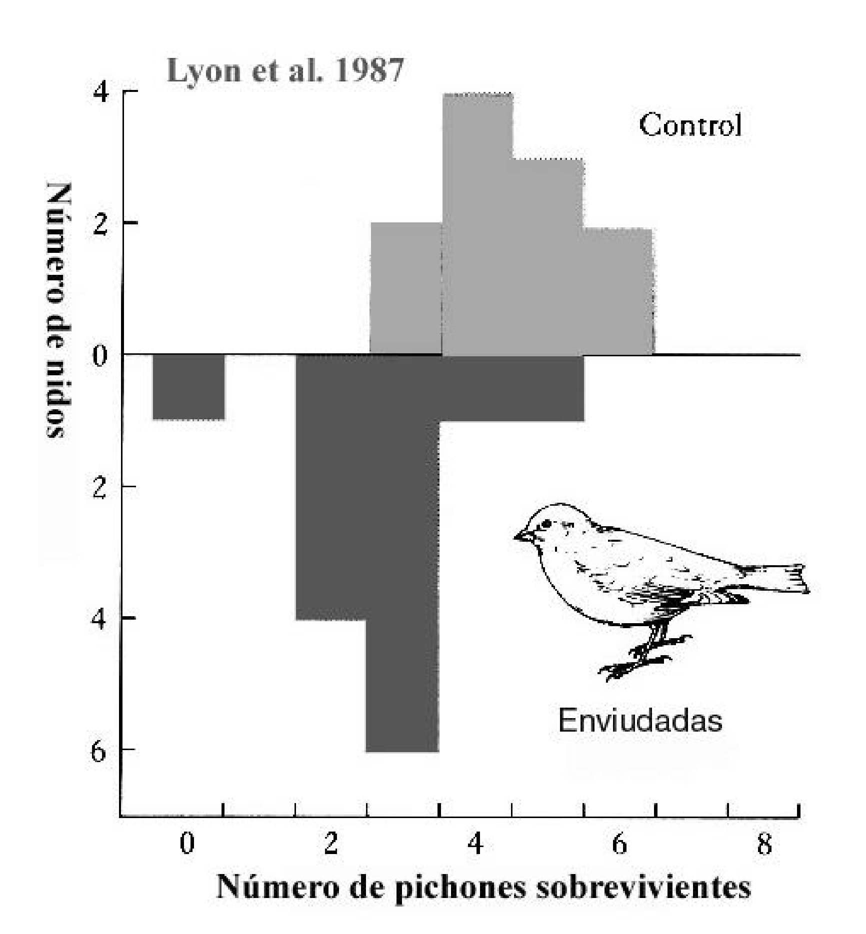


Figura 16: La asistencia paterna en el cuidado de los pichones mostró ser importante en el Bunting Nevado. Las hembras control que disponían de su pareja criaron en su mayoría 4 o más pichones. Por el contrario muy pocas de las hembras enviudadas lograron criar 4 pichones. Lyon et al. 1987

Hasta principios de 1970 el ejemplo típico de una especie monógama fueron las aves. Dicha presunción estaba en parte basada en la teoría, ya que los machos no pueden emanciparse del cuidado de la cría con tanta facilidad como los mamíferos. La hembra en las aves puede abandonar el cuidado parental habiendo invertido solo su gameta (huevo) y abandonar el nido si el macho no colabora en la incubación y alimentación de los pichones. En los mamíferos gran parte de la inversión parental esta asociada a la hembra por razones filogenéticas ya que tanto la gestación como el amamantamiento solo puede ser realizado por estas. Una segunda fuente de información que permitía sugerir la monogamia para las aves estaba relacionada con los estudios con ejemplares anillados donde había una elevada asociación temporo-espacial entre machos y hembras. Dicha presunción se desvaneció debido a los estudios de parentesco mediante evaluación del AND, los cuales mostraron que nuestra apreciación del caso era errónea y que en las especies evaluadas el engaño podía superar el 40 % por ejemplo en el indigo bunting o que el 90 % de los tordos vecinos de una zona estaban implicados en engaños extramaritales (Morell, 1998; Petrie and Kempenaers, 1998) (Figura 17)

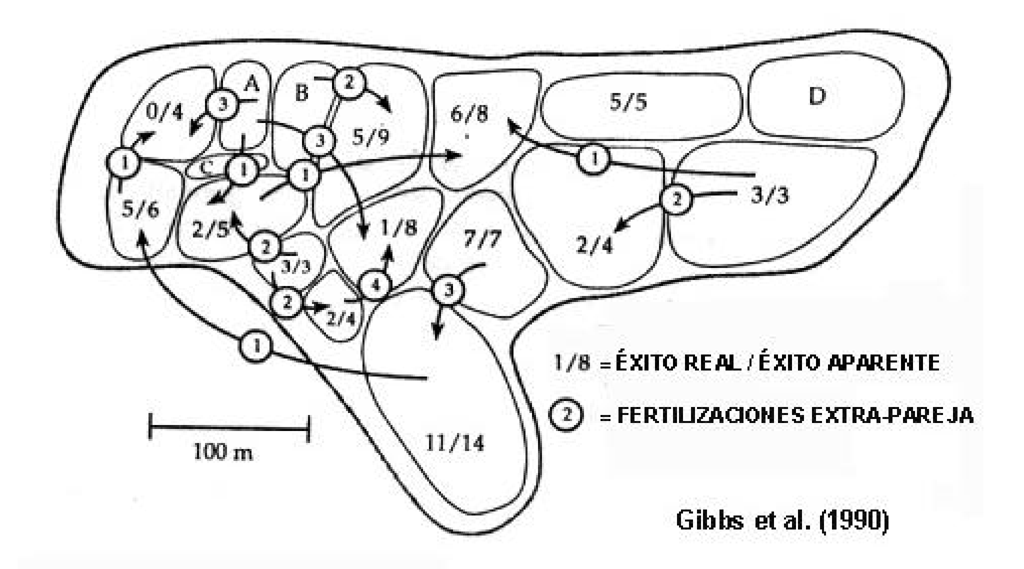


Figura 17: Evaluación del éxito reproductivo real en el tordo de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*) mediante marcadores de ADN. Cada sector representa un territorio. Dentro de cada territorio se muestra la tasa entre el número de pichones propio y el de ajenos. Las flecha indican la dirección de los engaños y por ende la identidad de los padres reales de los pichones extra-pareja. Aproximadamente el 70 % del engaño es de vecinos y en promedio el 20 % del éxito reproductivo es por cópulas extramaritales. Gibbs et al. 1990.

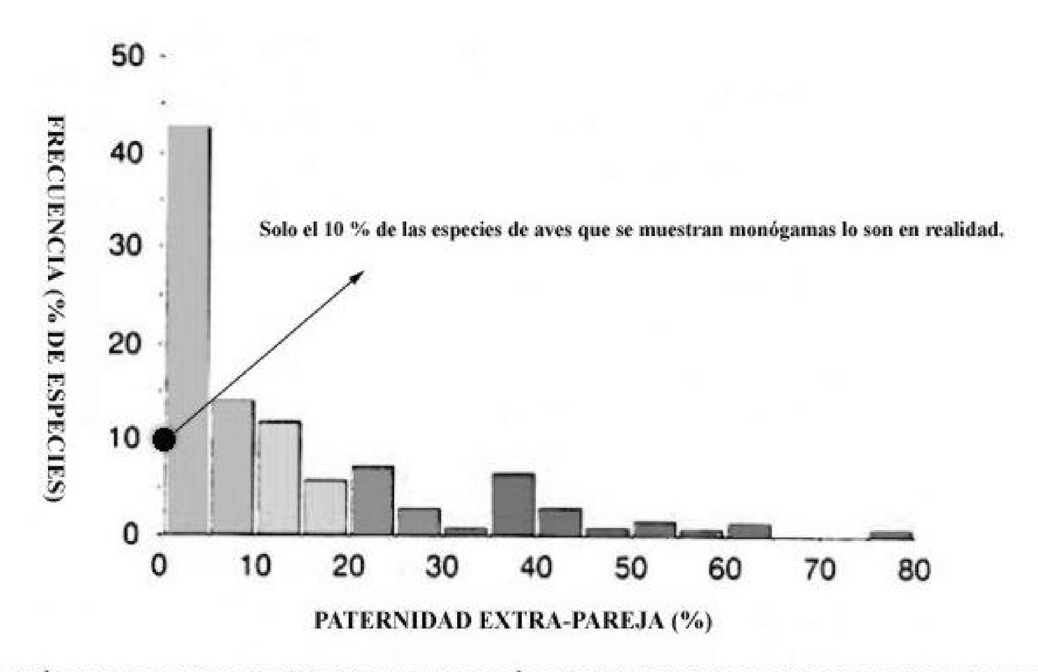


Figura 18: Paternidad extra-pareja en aves, representada como la frecuencia de especies social mente monógamas para distintos niveles de engaño (Petrie and Kempenaers, 1998)

Así, uno de los escasos grupos de vertebrados que desafiaban la predicción de sistemas poligínicos como regla en el mundo animal, quedó desenmascarado por los estudio de filiación. La infidelidad parecería ser la regla en aquellos grupos que muestras sistemas monogámicos. (figura 18)

Conclusiones Generales:

Los intereses de machos y hembras se superponen, pero nunca son congruentes. Aunque ambos sexos están seleccionados para maximizar la producción de progenie, la forma en que cada uno se comporta para lograrlo genera un conflicto permanente entre ambos.

La intensidad del conflicto estará dada principalmente por la habilidad que tenga la hembra para utilizar el tiempo y energía que el macho disponga para ella y esto dependerá, como se vio, de dos grandes factores: los filogéneticos y los ecológicos. De la interacción entre cuánto gana la hembra por la asistencia del macho y cuánto beneficio pierde el macho por no abandonar a la hembra, resultará las forma final del Sistema de Apareamiento.

Evolución de las estrategias de elección de parejas en humanos

Utilizando el marco teórico desarrollado hasta aquí, un área de la ciencia cada vez más difundida, conocida como "psicología evolucionista" procura entender como la selección natural ha moldeado nuestra psiquis (mente) (Abdulla 1997; Ridley, 1993; Buss, 1994; LeCroy & Moller, 2000; Barkow et al.,1992; Horgan, 1995) para teorías evolutivas complementarias ver Smith et. al., 2000). Según esta escuela, la Selección Natural favoreció diseños con un propósito específico debido a que estos pueden resolver mejor los problemas ambientales (como por ejemplo la búsqueda de una pareja que colabore en la crianza). Debido a ello, las adaptaciones psicológicas son consideradas con una función de propósito específico y por ende diseñadas para procesar información particular (estímulos o claves ancestrales). Esto implica entender a la mente humana no como un órgano uniforme multifacético sino como la suma de módulos especializados en problemas particulares (una especie de cortaplumas suizo) (Horgan, 1995). Las adaptaciones psicológicas permitieron maximizar el éxito reproductivo individual en la historia evolutiva del grupo, la cual el hombre recorrió como cazador-recolector durante el 99,9% de la misma. Por ende la mente humana al igual que cualquier otro órgano fue diseñado con el propósito de transmitir genes a la siguiente generación. Las sensaciones y pensamientos que de ella parten pueden ser mejor entendidos en esos términos. Así, la sensación de hambre, no menos que el estómago, están presentes debido a que hicieron que nuestros ancestros se mantuvieran con vida lo suficiente para reproducirse y cuidar a sus hijos y debido a ello la consideramos una adaptación. La sensación de excitación sexual, no menos que nuestros órganos sexuales, están debido a que contribuyen directamente a la reproducción. Un ancestro sin hambre y estomago o sin deseo y órgano sexual no hubiera sido nuestro ancestro (Wright, 1994).

Un principio importante de la Psicología Evolucionista consiste en reconocer la existencia de "la naturaleza humana", esto es: el cerebro humano está compuesto por un gran número de adaptaciones psicológicas que son virtualmente idénticas a lo largo de toda

la población. Si bien, reconoce la existencia de adaptaciones locales y estrategias alternativas, el objetivo principal esta centrado en las reglas mentales universales que dan origen, en diferentes condiciones ambientales, a la variación en emociones y comportamientos que han sido documentados a través de las culturas (Thornhill and Gangestad, 1996).

En el caso de las estrategias reproductivas, nuestros complejos mecanismos psicológicos, dotaron a los humanos de un repertorio muy versátil de comportamientos para resolver los problemas adaptativos de apareamiento.

Para conocer la organización estratégica de la psicología sexual de los humanos resulta crucial reconstruir el sistema de apareamiento y social al cual esta se adaptó hace al menos 100.000 años (origen de nuestra especie *Homo sapiens sapiens*) aunque pueda extendérselo por al menos otros 300.000 años más (origen de *Homo sapiens* arcaico) e incluso a algunos millones de años para incluir a los proto-homínidos.

El concepto de adaptación, central para la teoría que estamos desarrollando, ha sido criticado, en ciertos casos con gran repercusión (Gould and Lewontin, 1979). Ciertamente la mal interpretación de este concepto es la responsable de gran parte de las críticas, por lo cual varios autores han procurado aclarar el concepto, aunque el ya clásico " Adaptation and Natural Selection" (1966) de George Williams despeje cualquier duda al respecto.

En el presente texto entendemos que la Selección Natural es la única explicación científica para la complejidad adaptativa. Se considera a la Complejidad Adaptativa como cualquier sistema compuesto por varias partes donde los detalles de la estructura de las partes y su ensamble sugieren un diseño para cumplir con alguna función. El ojo de los vertebrados es el ejemplo clásico. El ojo tiene una cubierta externa refractaria, una lente de foco variable, una capa sensitiva a la luz formada por tejido nervioso ubicado en el plano focal, un diafragma que controla la cantidad de luz que ingresa, un elaborado circuito neuronal que responde a patrones de ejes, colores, movimiento etc. Cualquier sistema que quiera diseñarse para procesar imágenes deberá contener estos componentes. No se puede recurrir a otro proceso que no sea La Selección Natural para explicar científicamente la evolución del ojo de los vertebrados. (Para más detalle ver Pinker, S. "Como funciona la mente", 2001 pp:206-232.). Para evaluar el mal uso de la teoría adaptacionista en el caso particular de las estrategias reproductivas ver anexo 1.

Para explicar las estrategias reproductivas en humanos debemos aceptar en primer lugar que realmente existen las estrategias, esto es métodos para lograr ciertas metas o resolver problemas. El primer punto consiste en reconocer que la elección de parejas tanto en número como tipo no es al azar y que responde a una estrategia específica producto de la Selección Natural.

La teoría arriba desarrollada es la base a partir de la cual se pueden derivar hipótesis evolutiva específicas sobre las estrategias sexuales.

Consideraremos una serie de predicciones que muestran cómo pueden evaluarse las estrategias sobre la base de la teoría. Se evaluarán, a modo de ejemplo, predicciones basadas en la teoría de selección sexual y rol de los sexos, en la inversión parental, en el valor reproductivo de la pareja y en la probabilidad de paternidad.

Monopolización de parejas, monogamia e infidelidad en humanos:

La psicología sexual de hombres y mujeres refleja en principio un sistema de apareamiento ancestral en el cual ninguno de los dos sexos fue estrictamente monógamo, pero donde sin dudas el hombre resulta el sexo más polígamo. De las 1154 sociedades actuales o pasadas estudiadas 1000 permiten a los varones disponer de más de una dama. Incas (Americanos), Dahomey (Africa), Aka (pigmeos Africa Central), Babilonia (Hammurabi), Kipsigis (Kenia), China imperial (Fei-ti), India (Udayama), Egipto (Akhenaten), etc.

Existe un acuerdo entre los biólogos evolutivos, de que durante el Pleistoceno (los dos millones de años de prehistoria humana previa a la agricultura) las condiciones ecológicas (elevada variación de la probabilidad de conseguir recursos) posibilitaban ocasionalmente la poliginia. Consideran que las estrategias sexuales de esa época podían no diferir mucho de las actuales con una mayoría de machos monógamos, muchos de ellos adúlteros, y minorías polígamas con hasta 5 mujeres (por ej. 15 % en los pigmeos Aka de la Republica de Africa Central) (Kaplan and Hill, 1985). Una de las estadísticas más recientes a escala mundial muestra en forma clara esta tendencia. El 2000 Durex Global Sex Survey (www.durex.com) realiza una encuesta periódica a escala mundial sobre el comportamiento sexual en humanos. El estudio se realizó en 27 países haciendo un muestreo con un total de 18,000 sujetos sexualmente y no sexualmente activos de entre 16 y 55 años, los cuales fueron en partes iguales hombres y mujeres. Sobre la base de este estudio a escala mundial el número promedio, por individuo, de parejas sexuales es de 8.2. Más de un cuarto de la muestra (27%) ha tenido solo una pareja, comparado con el 22% que ha tenido sexo con 10 o más parejas.

La incorporación de la agricultura y la ganadería permitió la acumulación de recursos y un cambio en el arreglo social con un aumento potencial de la poligamia, donde los grandes emperadores deponían de cientos de mujeres. Por ejemplo en el caso de los Incas el rey del sol “Atahualpa” disponía de 1500 mujeres alojadas en las denominadas casas de vírgenes. El tamaño de los harenes estaba reglamentado de manera tal que la segunda línea en jerarquía podía disponer de hasta 700 mujeres. Categorías por debajo podían contar con entre 100 y 50 mujeres. Los líderes de provincias con 100.000 habitantes hasta 20 mujeres. Esta distribución de las mujeres generaba una marcada asimetría en donde los hombres de clases bajas practicaban un celibato forzado. Esto llevaba a comportamientos de engaños los cuales estaban severamente penados por las leyes, llegando el caso en el cual si una de las mujeres de Atahualpa era violada, todos los parientes de violador y las personas que habitaban su villa eran sacrificadas y la villa destruida (Ridley, 1993).

¿Cómo explicamos entonces la monogamia en humanos y las consecuencias sobre las estrategias reproductivas de cada sexo? Para ello es necesario pensar en alguna razón por la cual los machos no se independizan del cuidado parental y buscan otras hembras. Al menos dos razones han sido propuestas. Por un lado, la necesidad de crianza compartida, debido básicamente a la falta de recursos que permitan una crianza independiente por parte de las hembras. Por otro lado, la falta de recursos puede haber promovido que hombre y mujer compartan el alimento y acentuaran su asociación.

Una hipótesis adicional supone que la falta de estro en las mujeres (esconder la ovulación) podría ser considerada como una estrategia que permitió a las mujeres asegurar

el cuidado por parte del macho celoso y incrementar así la inversión en ellas y sus crías, lo cual llevaría a una monogamia en apariencia. Si el macho desconoce el momento de la ovulación no puede descuidar a su pareja ya que su proximidad y protección será la forma de incrementar la certeza de paternidad, reduciendo los efectos de la competencia espermática. Esto último esta estrechamente relacionado con la tendencia a conseguir múltiples parejas por parte del macho y a la existencia misma de la infidelidad.

La obtención de información confiable sobre infidelidad en humanos ha demostrado ser difícil de recabar. Los cálculos más conservadores estiman que las estadísticas están al menos subvaluadas en un 10 %. Un buen ejemplo de dicha sub-valuación puede ser tomado de un estudio donde un 30 % de 750 esposos consultados reconocieron haber cometido adulterio en una primera instancia del estudio, mientras que otro 30 % se sumó luego de un análisis más pormenorizado de la muestra (Buss, 1994).

Las evidencias muestran elevados valores de infidelidad con un rango de variación importante tanto entre sexos, poblaciones como edades. Así, por ejemplo Kinsey y col (1948, 1953) en su obra clásica sobre comportamiento sexual en humanos muestra que el 50 % de los hombres de sus muestras han sido infieles mientras que el porcentaje fue de solo el 26 % para las mujeres. Si bien distintos estudio muestran cambios en los valores de infidelidad, existe en todos ellos una constante que consiste en una diferencia marcada entre hombres y mujeres, con hombres más infieles que las mujeres en todos los casos (72 % hombres vs 27 % mujeres; 46 % Hombres vs 6 % mujeres) (Buss, 1994). Por ejemplo para la población estudiada de USA los valores obtenidos muestran un rango de entre 26% y 70 % para las mujeres y desde 33% hasta 75 % para los hombres (Buss and Schmitt, 1993).

La frecuencia de sujetos que al menos incurrieron en una relación extramarital en las muestras de Kinsey y col (1948, 1953) no solo indicaron una marcada diferencia en los valores observados para hombres y mujeres sino también una tendencia distinta de cambio en el tiempo (figura 19). Mientras que para los hombres se observó un valor permanente de alrededor del 37 % entre los 16 y 35 años con luego una leve caída; las mujeres mostraron una variación significativa. El grado de infidelidad creció desde un 6% entre los 16 y los 20 años, a un pico del 17 % para mujeres de entre 31 y 40 años, observándose un descenso posterior de los valores.

Si bien el porcentaje de machos que fueron infieles no cambió con la edad en la muestra mencionada, lo que si se modificó fue el porcentaje que la actividad sexual extramarital ocupó con respecto al total de actividad sexual (figura 20). Relacionado con estos resultados uno de los cambios más notorios en el matrimonio en función del tiempo es el sexo real. Si consideramos parejas recién formadas, los hombres denuncian que con el tiempo sus mujeres aumentan el rechazo al sexo. Mientras que solo el 13% de los hombres denuncian que sus nuevas parejas rehúsan tener sexo, durante el primer año de casado, el 43% de ellos lo hacen a los 4 años de casados. Las mujeres se quejan de maridos que no quieren tener sexo solo en un 4% de los casos en el primer año y un 18 % en el quinto año. Aunque ambos sexos se quejan de la perdida de deseo los hombres sistemáticamente duplican las quejas (Buss 1994).

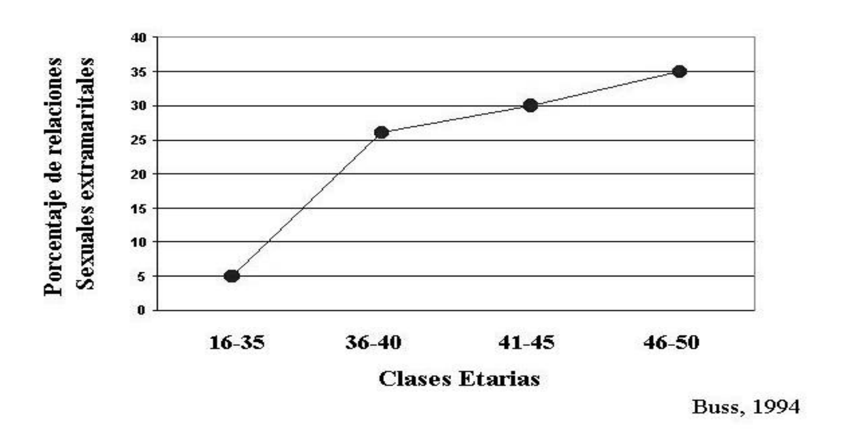


Figura 19: Variaciones en los porcentajes de sujetos infieles en función de la edad y sexo en poblaciones de USA. Kinsey y col (1948, 1953).

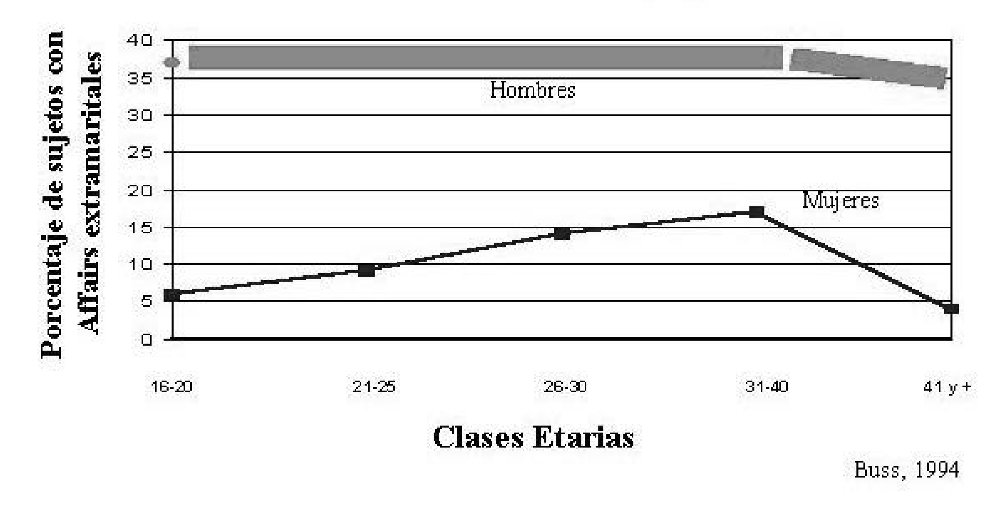


Figura 20: Variación con la edad del sexo extramarital con respecto al sexo total medido en porcentaje de la actividad. (Buss, 1994)

Tanto el aumento de la infidelidad en mujeres (figura 19) como el aumento del porcentaje del sexo extramarital en hombre (figura 20) puede ser asociado en parte al denominado efecto Coolidge. Una de las soluciones psicológicas al problema de conseguir

acceso sexual a un mayor número de mujeres esta relacionado con la excitación de los hombres por las mujeres conocido como efecto Coolidge (figura 21)
.



Figura 21: La historia cuenta que el Presidente Norteamericano Calvin Coolidge (período 1923-29) y la primera dama (Grace, muy sociable y amistosa) estaban haciendo una visita por separado por unas granjas modelo. Cuando pasaban por el sector de las gallinas y al ver la enérgica cópula que mantenía el gallo con una gallina, la primera dama preguntó sobre la frecuencia con la que el gallo hacia ese trabajo. Docenas de veces por día fue la respuesta del guía. La primera dama solicitó entonces al guía que “ le mencione al Sr. presidente este dato”. Cuando el presidente pasó por el mismo sector, el guía cumplió con el encargo de la primera dama y le mencionó al presidente sobre el vigor sexual del gallo, a lo cual el presidente pregunto ¿Siempre con la misma gallina?, Oh no!! replico el guía, “una diferente cada vez”. “Por favor, hágale saber esto a la primera dama”.

El efecto en cuestión se resume como la recuperación de la excitación ante la presentación de nuevas hembras, dando así un mayor impulso para conseguir mantener sexo con varias parejas. Es un efecto muy generalizado en mamíferos: cabras, vacas, ovejas, ratas. Así entre la 12va y la primera cópula de los toros, si la vaca es cambiada no hay diferencias marcadas en su respuesta eyaculatoria. En el caso de los humanos el efecto Coolidge es el responsable del comportamiento denominado “Se le van los ojos” cuando un hombre desvía su mirada para observar a una mujer pasar. Este efecto, en culturas occidentales estudiadas, es el responsable de que la frecuencia de actividad sexual con una pareja decaiga en forma constante con la duración de la pareja, llegando a una 50 % luego de un año de matrimonio y decayendo en forma más gradual posteriormente (Buss, 1994). Debido a que los efectos son temporo-dependientes, la energía y tiempo invertidos en conseguir nuevas parejas aumenta a medida que la atracción por la pareja formal disminuye, explicando así el crecimiento en la curva de la figura 20. Además el aumento en la inversión del macho en affaire extramaritales va en detrimento del cuidado de la pareja con el resultante aumento de infidelidad en la mujer, explicando así el pico de infidelidad en la mujer de la figura 19.

Un segundo aspecto, relacionado con las estrategias reproductivas del macho, puede contribuir a explicar el pico de infidelidad femenina de mayor edad. Una de las predicciones mejor evaluadas a cerca de estrategias de elección de pareja, está relacionada con la edad de la pareja. Para hombres más que para mujeres la reproducción estará condicionada por la edad de sus parejas**.** Dos parámetros pueden utilizarse como indicadores de potencial reproductivo. Por un lado el valor reproductivo, entendido como la descendencia que un individuo es capaz de producir a futuro y por otro lado, la fertilidad, definida como la

probabilidad de reproducción presente (la probabilidad que de una cópula se convierta en un descendiente). En Humanos el Valor Reproductivo de la mujer es máximo en la mitad de la adolescencia (15 años) y luego decrece con la edad. En mujeres la Fertilidad es máxima en los 20 tempranos con valores menores antes y después de esta franja etaria. Debido a que el éxito reproductivo del macho estará condicionado por la capacidad reproductiva de la hembra, la selección a lo largo de miles de generaciones favoreció a aquellos machos capaces de evaluar correctamente la capacidad reproductiva de sus parejas. Desafortunadamente para los hombres que debían resolver este problema no existen indicadores directos de valor reproductivo o fertilidad. Si bien la edad está altamente correlacionada con la capacidad reproductiva, esta deberá ser inferida (al menos con anterioridad al desarrollo de los sistemas de conteo, de echo hoy en día en muchas sociedades cazadoras-recolectoras los individuos desconocen su edad). Si no se dispone de Indicadores Temporales ¿Qué Indicadores podrían usarse? Dos fueron propuestos **A) Apariencia Física**: tono muscular, piel suave, cabello brillante, labios carnosos, estructura corporal (90:60:90), simetría facial. **B) Apariencia Comportamental**: Andar animado, Conductas enérgicas.

Dos predicciones pueden derivarse a partir de este análisis. Predicción 1: Existirá una diferencia en la edad de la pareja elegida dependiendo del sexo, con machos prefiriendo mujeres más jóvenes que ellos. Cuanto más jóvenes, dependerá de sí busca mayor Fertilidad o Valor Reproductivo. Predicción 2: Existirá una diferencia en el atractivo físico, siendo los hombres más exigentes (Waynforth, 2001). D. Buss (1989) en un estudio trans-cultural (37 culturas en todos los continentes, con más de 10.000 sujetos encuestados) evaluó estas predicciones. Por un lado la diferencia de edad entre el encuestado y la edad deseada de su pareja mostró diferencia significativas para las 37 muestras, con hombres prefiriendo mujeres más jóvenes que ellos y con fertilidad máxima y a mujeres prefiriendo hombres de mayor edad que ellas (figura 22).

Sexo	**Difererencia de Edad entre el encuestado y la deseada en su pareja**	**Edad deseada de Casamiento del encuestado**	**Edad Preferida de la pareja al momento de Casarse.**
HOMBRES	-2.66	27.49	24.83
MUJERES	3.42	25.39	28.81

Figura 22: Estudio de la edad preferida de matrimonio para 37 poblaciones de humanos de todos los continentes. D. Buss, 1989 Behavioral and Brain Sciences

En cuanto a la predicción 2, en este mismo estudio se observó que en el 92% de las poblaciones, los hombres fueron significativamente más exigentes que las mujeres en cuanto al atractivo físico de sus parejas. En el 8% restante respetaron la tendencia (India, Polonia y Suecia).

Como se mencionó arriba los rasgos de atractivo físico como simetría facial, mejillas ruborizadas, labios carnosos y silueta serían los tenidos en cuenta por los hombres al momento de elegir. Estos atributos han mostrado estar relacionados con un mejor funcionamiento del sistema inmune, elevados niveles de estrógenos, estabilidad durante el

desarrollo, etc., en general indicadores de un elevado potencial reproductivo (Alcock, 1998). Diferentes estudios han evaluado los sesgos en la preferencia por determinados atractivos físicos pero seguramente uno de los resultados más interesantes sea el observado por Devendrá Singh (Singh, 1993). Este, observó que independientemente de la población de humanos evaluada y a pesar de que los valores absolutos preferidos de la silueta podían cambiar entre sujetos y poblaciones, la relación preferida entre cintura y cadera era “0,7”. La denominada “cintura de avispa” es un rasgo preferido universalmente por los hombres a tal punto que en tests de preferencia con muñecas D. Singh logró encontrar la misma regla (figura 23)

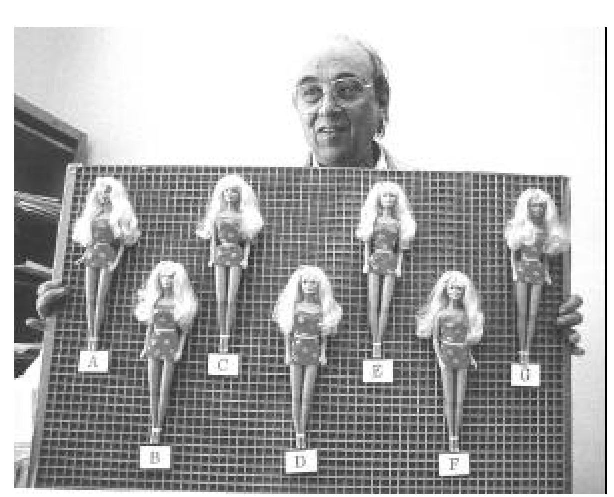


Figura 23:
Percepción y Atracción
de las formas corporales.
Experiencias sobre preferencia
de la denominada
“Cintura de avispa”
por parte de Hombres
En la foto puede verse a
D. Singh con un panel de 7 Barbies en las cuales la relación cintura- cadera varia entre los ejemplares.

La relación entre cintura y cadera es similar entre sexos antes de la pubertad, siendo significativamente menor en mujeres pasada esa etapa. Mujeres saludables y con un elevado potencial reproductivo poseen una relación cintura-cadera de entre 0,67 y 0,8. Mujeres con una tasa baja mostraron una mayor actividad endocrina en la pubertad. Mujeres en pareja con una tasa alta presentan mayor dificultad para embarazarse y aquellas que se embarazan lo logran a mayores edades comparado con mujeres con menores tasas.

Las fuentes de información para establecer las preferencias de elección de parejas son variadas. Así, en cuanto a la predicción 1 arriba mencionada Kenrick y Keefe 1992, encontraron que el estudio sistemático de los anuncios de solos y solas de diferentes periódicos permitían comprobar las preferencias en la edad de las parejas de hombres y mujeres (figura 24).

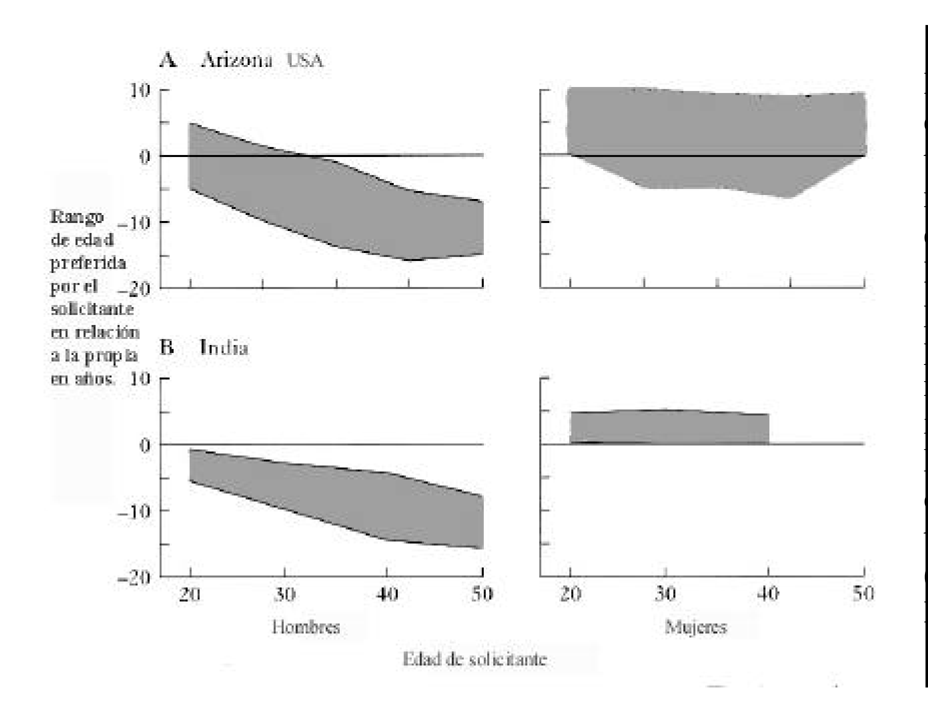


Figura 24:
Los hombres de más de 35 años prefieren en todos los casos mujeres más jóvenes que ellos.
Las mujeres del periódico de la India prefirieron hombres mayores independientemente de la edad propia, observándose la misma tendencia en Arizona (USA) (Kenrick y Keefe, 1992)

Infidelidad, competencia espermática y celos en humanos:

Volviendo a la infidelidad, debido a que la hembra posee la habilidad de controlar la paternidad de sus hijos a través de las cópulas extramaritales y orgasmos selectivos, es de esperar que a lo largo de la evolución, se hayan seleccionado positivamente machos con diversas estrategias que les permitieran controlar la paternidad (Gangestad & Simpson, 2000). Algunos resultados muestran claramente que los momentos elegidos por mujeres para establecer relaciones extramaritales van en detrimento del éxito reproductivo de la pareja formal. Un estudio en Inglaterra a escala nacional evaluó el comportamiento de 3679 mujeres. Se encontró que los momentos elegidos por estas para copular en momentos de infidelidad coinciden con los de ovulación, lo cual implica una estrategia reproductiva para ellas y una mala noticia para los maridos. Baker y Ballis en 1993 identificaron dos fenómenos relacionados con el control de la paternidad por parte de las mujeres. Por un lado encontraron que el orgasmo femenino que ocurre cercano a la eyaculación masculina resulta en una mayor retención de esperma, con efectos significativos si ocurre entre la eyaculación y hasta 45 minutos posteriores a esta, pero sin efectos de retención de esperma si ocurre incluso un minuto antes. Estos autores mostraron además que en mujeres leales cerca del 55% de los orgasmos fueron de alta retensión de esperma (de alta fertilidad). En mujeres infieles solo el 40% de los orgasmos con su pareja formal fueron de alta retención, mientras que el 70% fueron de este tipo con su pareja extramarital. Si estos resultados se muestran generales y los sumamos a la sincronización del engaño con la ovulación entonces el panorama de un hombre engañado es sumamente preocupante desde el punto de vista reproductivo. Los efectos no serían tan significativos si el macho se desentendiera de los descendientes, pero comparado con otros mamíferos, los machos humanos, invierten mucho en sus hijos, por lo cual la infidelidad de la hembra puede implicar un serio problema adaptativo. Este enfoque del problema nos permite explicar tanto claves fisiológicas y

anatómicas (tamaño testicular, volumen de eyaculación y variaciones en la producción de esperma, etc.) como psicológicas (celos, etc.) asociadas a la infidelidad y al cuidado de la pareja.

Una de las estrategias mencionadas consiste en modificar la cantidad de esperma puesta en juego con su pareja en función de los riesgos de que esta haya recibido esperma de otro machos. A mayor riesgo mayor número de espermatozoides. De cumplirse esta predicción deberíamos encontrar que, por un lado a menor tiempo juntos entre la mujer y su pareja, mayor debe ser la probabilidad de que la mujer tenga cópulas extramaritales. A la vez cuanto más tiempo separado pase un hombre de su mujer desde la última cópula, mayor será la cantidad de espermatozoides puestos en juego por este en el siguiente encuentro. Las figuras D1 y D2 muestran estos resultados.

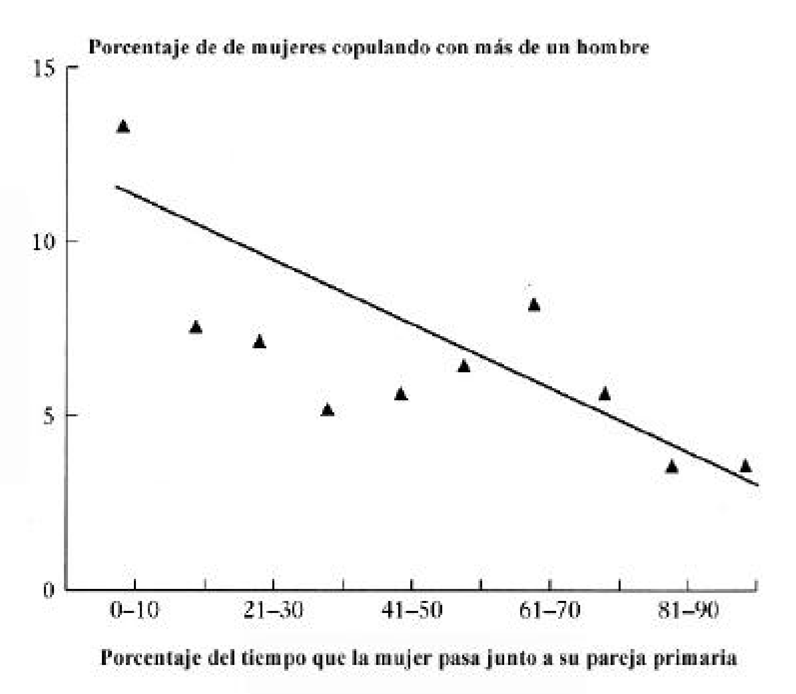


Figura 25: Competencia espermática y cuidado de la pareja en humanos. La probabilidad de que una mujer copule con más de un hombre es función del tiempo que su pareja principal pasa en su compañía. A menor tiempo de compañía mayor es el riego de adulterio. Baker y Ballis, 1993

Si bien no existen estadísticas sobre los verdaderos alcance de las cópulas extramaritales la evidencia indica que puede tener efectos importantes sobre los riesgos de paternidad. Por ejemplo existen en USA siete laboratorios aprobados para realizar tests de paternidad. Cellmark es el más importante, con más de 10.000 determinaciones al año. El vocero de la empresa David Hartshorne reconoció que en uno de cada siete casos evaluado el padre putativo no era el padre natural. Este dato constituye una buena evidencia de los efectos del adulterio sobre el éxito reproductivo del macho engañado. Bajo un escenario como este, es de esperar que, la evolución de estructuras y estrategias comportamentales que favorezcan la competencia espermática sean seleccionadas positivamente como lo muestra la figura 26.

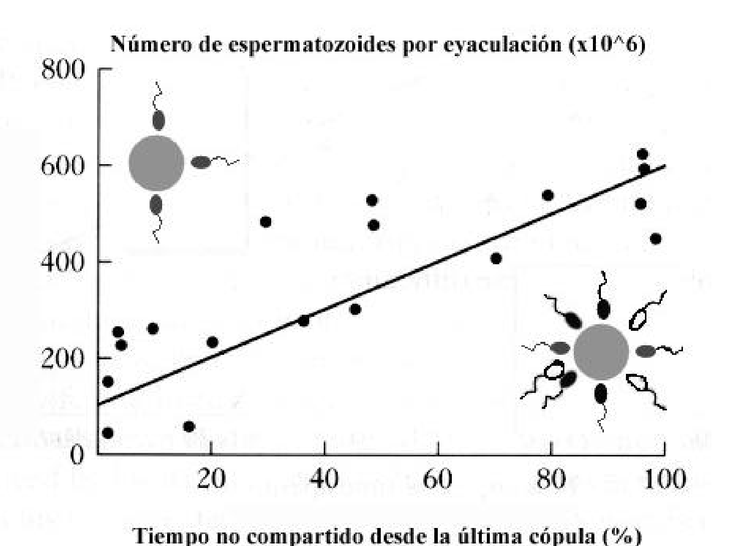


Figura 26: Competencia espermática en humanos. El número de espermatozoides por eyaculación se incrementa como función del tiempo que la pareja pasó separada desde la última cópula. Baker y Bellis 1989.

Tanto la producción de esperma como el tamaño relativo de los testículos han mostrado estar relacionados más con el sistema de apareamiento que con el tamaño corporal de la especie. Dicha relación no es función del número de hembras por macho sino del grado de infidelidad del sistema. Así, entre los primates, aquellas especies como el Gorila (*Gorilla gorilla*) donde un macho monopoliza un grupo de hembras y los riegos de cópulas extramaritales de estas son despreciables, los machos poseen testículos muy pequeños con respecto a su tamaño corporal. Por el contrario en los chimpancés (*Pan troglodytes*) aproximadamente el 75 % de las cópulas y el 25 % de las concepciones ocurren durante períodos donde el sistema de apareamiento es promiscuo con una hembra copulando con varios machos. Los machos de esta especie poseen una relación de tamaño testicular a corporal muy alta. Los machos humanos poseen un tamaño corporal mucho menor que el de un gorila (170 kg) pero tanto su tamaño testicular como su producción espermática es mucho mayor (Figuras 27, 28 y 29).

Especie	**Peso corporal (Kg.)**	**Peso testicular (gr.)**	**Tasa (%)**	**Sistema de apareamiento**
Gorila	169	29,6	0,02	Poligínia de un solo macho
Hombre	65,65	40,5	0,06	Monogamia y Poligínia de un solo macho
Chimpancé	44,34	118,8	0,27	Poliginia de muchos machos.

Figura 27: Peso corporal, peso testicular (excluyendo epidídimos) y sistema de apareamiento para Gorila, Chimpancé y Hombres. Harcourt et. al. 1981.



Figura 28
Tamaño relativo corporal largo peneano y peso testicular de hombres y machos de grandes primates. Diamond, 1992

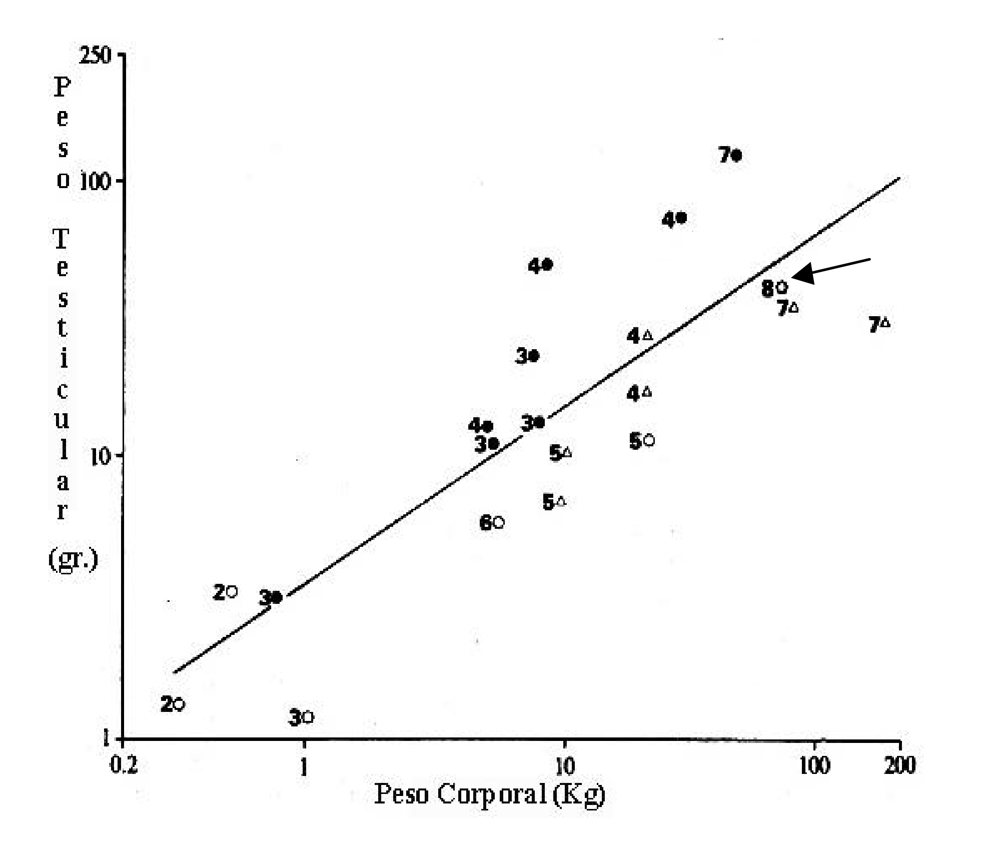


Figura 29:
Relación entre el logaritmo del peso testicular y el corporal para 33 especies de primates incluido el hombre, separados por género y sistema de apareamiento. Los círculos rellenos representan a especies donde las hembras copulan con varios machos en cada estro, los círculos vacíos: monógamos y los triángulos poliginias de un solo macho. El punto indicado con la flecha corresponde a Homo. Harcourt et. al. 1981.

La figura 29 muestra como las especies con sistemas de apareamiento donde muchos machos copulan con una hembra siempre poseen tasas por encima de la recta esperada. Esto quiere decir que al comparar dos especies con igual peso corporal aquella con estrategias reproductivas con cópulas extramaritales tendrá machos con testículos mayores y por ende más capacitados para la competencia espermática. (Harcourt et. al. 1981).

Entre las claves psicológicas estudiadas relacionadas directamente con los riegos de paternidad y la infidelidad se encuentran los celos y la castidad. Buss (1989) evaluó la predicción específica de que los hombres más que las mujeres se preocuparán por la castidad de su futura pareja. De las 37 poblaciones evaluadas, el 62% mostró diferencias significativas siguiendo la predicción. Los pueblos que más la valoran son: China, India, Indonesia, Irán, Taiwán e Israel. Los que menos: Noruega, Suecia, Finlandia y Países Bajos. Lo cual sugiere que ciertos comportamientos son más universales, como edad de la pareja, mientras que otros son más variables entre culturas.

En un estudio realizado en USA se pidió a parejas que listaran situaciones que les generan celos. Los hombres sugirieron como primera situación, a su pareja manteniendo sexo con otro hombre y en segundo a su pareja comparándolo con un rival. En la mujer, la primera causa propuesta fue que su pareja pase tiempo con otra mujer, hablando con una competidora o besándola. Esto permite sugerir que los celos tienen distinto sentido, para el hombre el celo sería disparado en primer lugar por el posible desvió de los favores sexuales de su pareja. En la mujer la preocupación sería debido al desvió de inversión en otra pareja. En un estudio relacionado se le pidió a un grupo de 511 estudiantes (hombres y mujeres) que compararan dos eventos estresantes: A) si su pareja mantiene relaciones sexuales con otra pareja o B) si su pareja establece una profunda relación emocional con otra pareja. El 83 % de las mujeres encontraron más preocupante la opción B, mientras que solo un 40 % de los hombres eligieron esa opción. En contraste el 60 % de los hombres experimentaron la relación sexual de su pareja como más estresante mientras que solo el 17 % de las mujeres optaron por la opción A (Buss 1994).

Una evidencia adicional relacionada con los celos masculinos y los riegos de paternidad fue evaluada en diversas poblaciones occidentales y muestra como las causales de divorcio son diferentes con respecto a los sexos. El adulterio es la principal causal de divorcio para hombre, siendo esta causa el doble de importante para estos comparado con las mujeres (Bucle et al., 1996.) (figura 30)

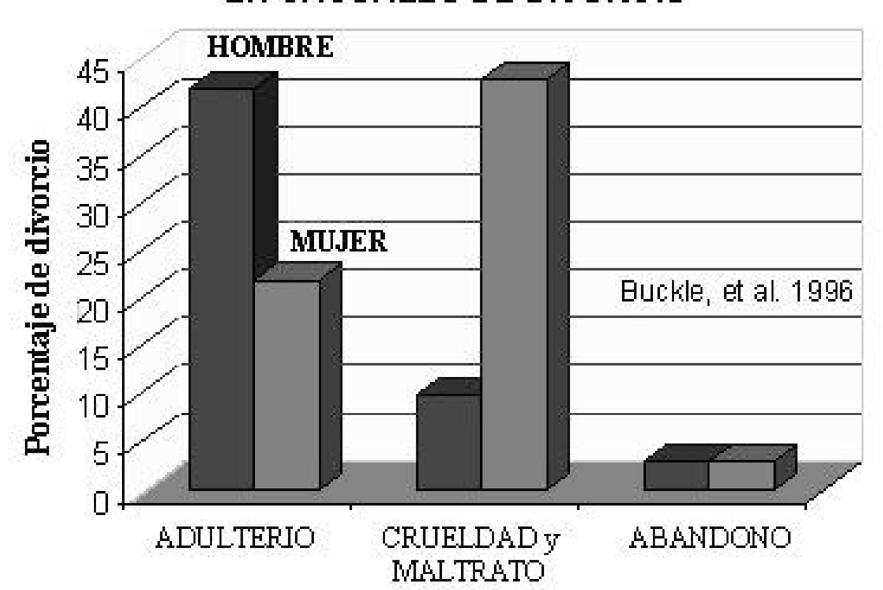


Figura 30: Al evaluar las causales de divorcio Buckle y colaboradores (1996) observaron una marcada diferencia en las utilizadas por hombre y mujeres.

Si bien gran parte de los estudios realizados muestran las tendencias sugeridas por la teoría, en ciertos casos se han encontrado problemas con los tamaños de muestra. Por ejemplo, para el caso de los celos, Voracek (2001) encontró que al aumentar los tamaños de muestra (N= 335) y controlar ciertas variables, si bien la infidelidad seguía teniendo un valor más importante, como estímulo estresante, para hombres que para mujeres, otras variables como el estado particular de la pareja cobraban un rol de importancia.

Estrategias Reproductivas y elección de parejas de largo y corto plazo:

Prácticamente todas las teorías sobre elección de parejas en humanos están centradas en el problemas de conseguir parejas de largo plazo (matrimonio) (Buss & Schmitt, 1993). Sin embargo una teoría sobre apareamiento en humanos, teniendo en cuenta lo expuesto hasta aquí, no puede ignorar al sexo casual.

Una revisión de las teorías sobre elección de la pareja en humanos permite ver que las decisiones pueden ser clasificadas como “elecciones dirigidas con metas o estratégicas” y “elecciones no dirigidas” (figura 31)

ELECCIÓN DIRIGIDA CON METAS	ELECCIÓN NO DIRIGIDA
Estas teorías comparten la noción de que el apareamiento en humanos es estratégico y que hay elección, conciente o inconsciente, con la intención de maximizar alguna entidad, igualación o balance.	Estas teorías proponen que no hay estrategia de elección y que el mejor predictor de quien se casa con quien es la distancia que los separa.
• Freud & Jung, propusieron que se buscan características que se asemejen al padre de sexo opuesto (Eckland 1968). • Se busca el "Complemento" de "uno" (Cattell et al. 1967). • Se busca un compañero similar a "uno" (Rushton 1989).	• La elección está más condicionada por la limitante de encuentro que por la búsqueda. • Elementos Sociales ponderan la Endogamia (ej. las instituciones educativas sesgan las posibles parejas) (Eckland 1968).

Figura 31: Clasificación tentativa de las estrategias de búsqueda de pareja según los estudios realizados hasta el momento (Buss & Schmitt, 1993).

Las principales limitaciones de estas teorías se pueden resumir de la siguiente manera (Buss & Schmitt, 1993)

1- No explican porque estaríamos motivados a elegir como predicen. Porqué los humanos preferiríamos similitud en la pareja, semejanza o proximidad. Cuáles serían los orígenes de estas metas.

2- Son modelos simplistas basados en pocos rasgos

3- No pueden generar predicciones en dominios específicos.

4- Asumen que los procesos que motivan a mujeres y hombres son los mismos y por ende no existen predicciones diferenciadas por sexo.

5- Las predicciones son independientes de la duración de la pareja (corto vs. largo plazo).

Gran cantidad de evidencia empírica muestra en particular las diferencias marcadas entre mujeres y hombres con relación a los apareamientos casuales también llamados affaires o apareamientos de corto término. Comparados con las mujeres los hombres expresan el deseo de tener 4 veces mas parejas a lo largo de la vida (figura 32)(Buss & Schmitt, 1993), experimentan más del doble de fantasías sexuales (Ellis & Symons, 1990), muy frecuentemente con cambio de pareja durante un mismo episodio (Ellis & Symons, 1990), reducen los requerimientos presentes en las parejas de corto término (figura 33)(Kenrick et al., 1990), están dispuestos a comprometerse en una relación sexual con una pareja pasado muy poco tiempo desde que se conocieron (figura 34) (Buss & Schmitt,

1993), dedican más tiempo y energía tratando de mantener sexo (Greer & Buss, 1994); el hombre esta mucho más predispuesto a tener sexo con un extraño atractivo (Clark & Hatfield, 1989) y otros evidencias (Greiling and Buss, 2000).

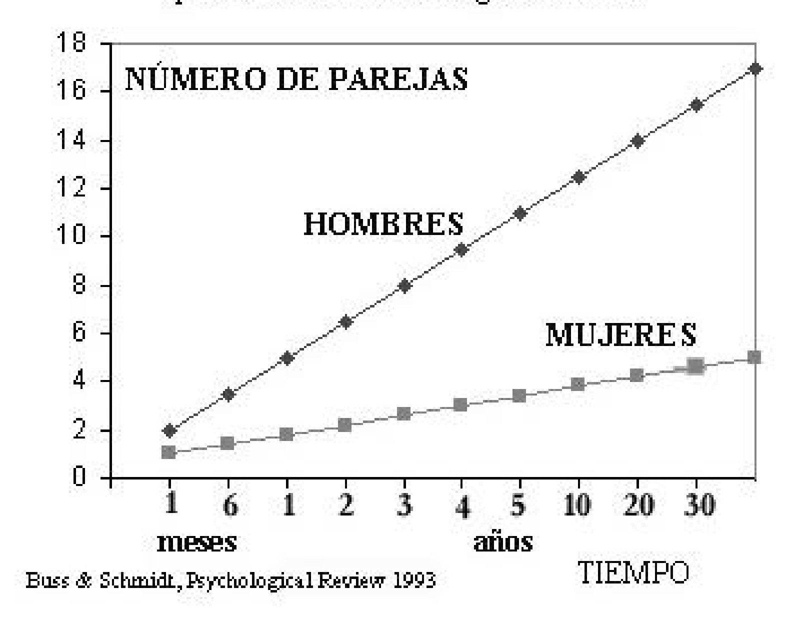


Figura 32: El número de parejas máximo deseado por un hombre es cuatro veces mayor que para mujeres, en una población de estudiantes occidental. Buss & Schmitt, 1993

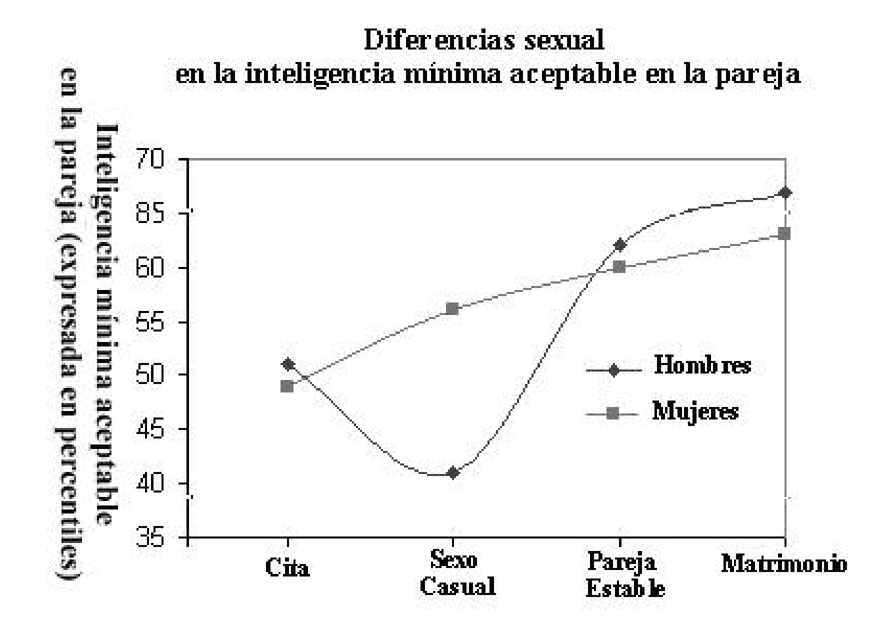


Figura 33: Estudiantes varones difieren de estudiantes mujeres en la mínima inteligencia aceptable que ellos dicen requieren en sus parejas de corto término. Kenrick et al., 1990

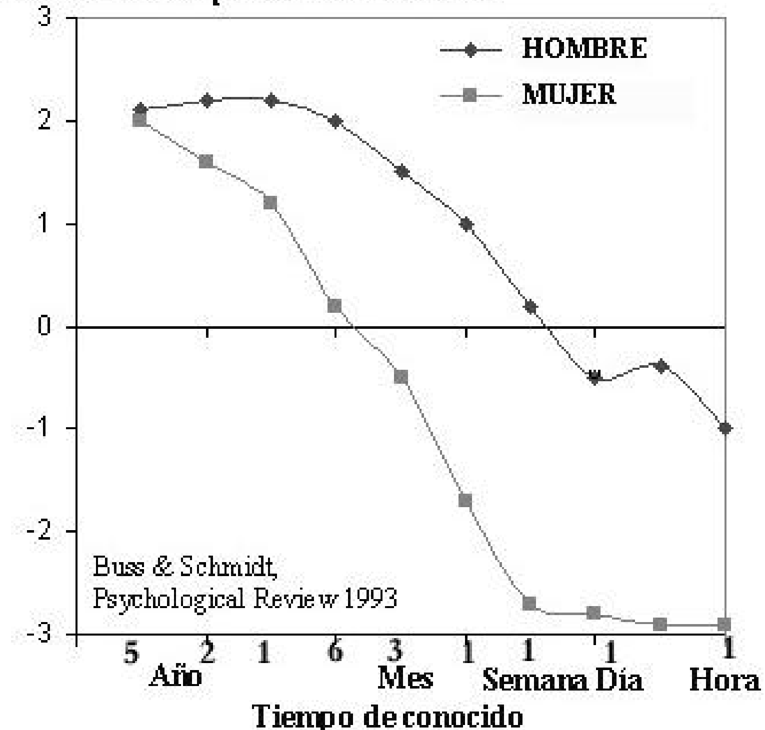


Figura 34:
La probabilidad de acceder a tener sexo con una pareja ha sido evaluada mediante un índice donde el valor –3 implica una negativa absoluta y + 3 una aceptación absoluta. Los valores por encima de 0 implican aceptación. Por lo cual los hombre están dispuestos antes de cumplirse una semana mientras las mujeres recién luego de unos meses. Buss & Schmitt, 1993

Todas estas evidencias confirman el entusiasmo de los hombres por oportunidades de mantener sexo de bajo costo, a través de parejas casuales. Cuando nos referimos al bajo costo implica que los hombres habrán de rechazar a aquellas mujeres que estén buscando un compromiso o una importante inversión antes de tener sexo. A mayor inversión en una pareja, menor será la posibilidades que tendrá el hombre de conseguir parejas adicionales.

Clark & Hatfield (1989) muestran a través de una experiencia simple la existencia de distintas estrategias de búsqueda de pareja según esta sea de corto o largo término. Para ello los autores eligieron como cómplices a modelos de mujer y hombre atractivos. Uno de los cómplices se acercaban a un sujeto del sexo opuesto, en el campus de la Universidad de Hawai y comenzaba a hacerle comentarios sobre lo atractivo que le resultaba. Inmediatamente después le hacia una de tres preguntas posibles. Si quería salir esa noche, si quería ir a su casa esa noche y se quería ir a su casa a tener sexo esa noche. Las respuestas fueron sustancialmente distintas entre hombres y mujeres (figura 35)

Elección de Parejas de Corto o Largo Plazo

Clark & Hatfield 1989

Preguntas:

1) Querés salir esta noche.
2) Querés venir a mi casa esta noche.
3) Querés venir a mi cama en mi casa esta noche.

Porcentajes de Respuestas Afirmativas

Tipo de pregunta	1	2	3
Hombres	50%	69%	75%
Mujeres	50%	6%	0%

Figura 35:
La respuesta que mujeres y hombres dan ante tres posibles preguntas relacionadas con el tipo de pareja, difiere marcadamente siguiendo las predicciones de la teoría. Clark & Hatfield (1989)

Esta simple experiencia permite comprobar la estrategia diferencial puesta en juego por cada sexo. La pregunta 1 sugiere una posibilidad abierta que permite a futuro establecer un compromiso estable de pareja sin descartar la posibilidad de encuentros sexuales en un plazo corto de tiempo. Debido a ello ambo sexos muestran un cierto interés por la cita. Con la pregunta 2 debido a que las probabilidades de mantener sexo aumentan, también aumentan los riesgo de una relación de bajo compromiso, por lo cual los hombres incrementan su consentimiento mientras que en las mujeres baja. Los riesgos de inversión que supone el embarazo serían los responsables de la negación por parte de las mujeres, mientras que el aumento en la probabilidad de incrementar el número de cópulas el responsable de las afirmaciones masculinas. La pregunta 3 es decididamente un indicador de baja intención de inversión por parte del hombre cómplice y por lo tanto lleva a una respuesta negativa generalizada por parte de las mujeres y al máximo consentimiento por parte de los hombres.

Cabe resaltar que la puesta en juego de la estrategia no resulta de una evaluación consiente de la situación. Es posible que todas las mujeres que dicen “no” en este estudio, lo hagan debido a que sienten miedo de quedar embarazada o de los riesgos de un posible maltrato, en ambos casos en manos de un desconocido. De ser esta la situación, en el caso de mujeres homosexuales es de esperar que no se muestre esta estrategia ya que no hay riegos de embarazo y además la evidencia muestra que es muy poco probable que estas relaciones por cortas que sean resulten en maltrato. Si bien no existe una experiencia similar con parejas homosexuales, la más frecuente manifestación de homosexualidad en hombres es el sexo casual con extraños. Mientras que los hombres homosexuales frecuentemente buscan nuevas y variadas parejas sexuales, las mujeres lesbianas presentan una mayor probabilidad de llevar adelante parejas estables y en con un perfil más íntimo. Saghir y Robins (1973) (citado en Buss 1994) encontraron en un estudio que el 94% de los hombres homosexuales evaluados tuvieron más de 15 parejas sexuales, mientras que solo el 15 % de las mujeres homosexuales llegaron a esa cifra.

En sus tendencias sexuales de corto término así como en las permanentes los hombres homosexuales son similares a los heterosexuales y las mujeres homosexuales a las

heterosexuales. La diferencia principal en las tendencias sexuales bajo condiciones de homosexualidad residen en que por ejemplo el hombre homosexual no esta limitado por la estrategia femenina, ligada al romance y el compromiso, por lo cual la infidelidad es más marcada en las parejas de hombres homosexuales. La evaluación del comportamiento humano bajo condiciones de homosexualidad puede constituir una fuente importante de información sobre los deseos asociados al comportamiento sexual de cada sexo liberados de los conflictos que surgen con la estrategia del otro sexo (Buss, 1994, Bailey et al., 1994).

La naturaleza de la estrategia femenina y sus consecuencias:

A lo largo del texto fue quedando definida la estrategia masculina la cual consistente en monopolizar el mayor número posible de cópulas que puedan resultar en descendientes con una baja inversión y compromiso. De existir una pareja formal, deberá asegurarse además que esta posea un elevado valor reproductivo así como la paternidad de los descendientes sobre los que invertirá.

El rol que en teoría debería cumplir la mujer ya fue desarrollado en la primer parte del texto y puede resumirse como: la hembra deberá asegurarse de transferir los recursos ambientales a sus descendientes de la manera más eficiente posible ya que su éxito reproductivo no esta afectado en principio por el número de parejas que consiga sino por cuan eficientemente utiliza sus gametas.

La elección de la pareja en las hembras dependerá entonces de los beneficios que pueda obtener de su pareja, los cuales se clasifican dependiendo en primer lugar de si el macho realiza o no, inversión parental. Si el macho no realiza inversión parental las hembra deberán elegir en función de rasgos indicadores de la calidad genética del macho. En especies donde el macho invierte, como es el caso de los humanos, las hembras elegirán de acuerdo a rasgos indicadores de dicha inversión sin descuidar los indicadores de calidad genética. Los indicadores de inversión se clasifican en:

A) Material inmediato para hembra y cría.
B) Incremento en el Éxito Reproductivo futuro de la cría por acceso a beneficios sociales y económicos.
C) Ventajas reproductivas para la hembra y cría si la variación en la calidad del rasgo que permite conseguir los recursos es heredable.

Buss (1989) consideró que entre los mejores indicadores de estos tres items se encontraba el poder adquisitivo del hombre, y cuando el caballero es joven aun su, ambición y laboriosidad. Predijo que las mujeres más que los hombres valorarán estos atributos en sus posible parejas. De las 37 poblaciones estudiadas en el 97% se cumplió la predicción de que la mujer significativamente más que el hombre valorará el poder adquisitivo de su pareja. Para la ambición y laboriosidad el 92 % de las poblaciones se ajustaron a la predicción. Asimismo, Buss observó una elevada correlación entre edad del macho y el acceso a recursos, encontrando que en todos los casos las mujeres sistemáticamente prefirieron hombres de mayor edad. El antropólogo canadiense Pérusse (1993) encontró que un hombre soltero de elevado nivel socioeconómico en una sociedad industrializada, logra tener sexo con mayor cantidad de parejas que un hombre de bajo nivel. El porcentaje de hombres solteros de bajo nivel social que está por encima del nivel promedio de parejas sexuales es del 33% mientras para el nivel social medio es del 56 % y los de alto nivel del

75%. Ejemplos en culturas cazadoras – recolectoras contemporáneas como los Ache del Paraguay muestran que los mejores cazadores tienen mayor cantidad de relaciones extramaritales y mayor cantidad de hijos “ilegítimos” que los peores cazadores (Ridley 1993).

Voland y Engel (1990) estudiaron los efectos del estatus social del hombre sobre la estrategia reproductiva de la mujer y su éxito reproductivo. Para ello analizaron 154 años (1720-1874) de demografía de una localidad alemana. Las mujeres que se casaron con hombres de la categoría máxima lo hicieron con una menor edad y tuvieron mayor cantidad de hijos que llegaron a la adolescencia (figura 36).

Hembras Selectivas y Éxito Reproductivo

Número promedio de hijos adolescentes en función de edad de la madre y estatus del padre. Población Krummhörn, Alemania (1720-1874). Voland et. al 1990 , Ethology

Edad de la madre	Estatus del padre 1	2	3	4	MEDIA
-20	3.4	4.0	2.1	2.2	2.8
20-25	3	2.8	3.1	2.5	2.8
25-30	2.4	2.8	1.7	2.2	2.1
+30	2.9	1.2	1.1	1.4	1.5
MEDIA	2.9	2.7	2.2	2.1	2.3

Figura 36: El estudio incluyó aproximadamente 14.000 sujetos. El estatus del padre varío desde 1 (estancieros) al menor 4 (trabajadores sin tierras). Las mujeres adquirían el status social de su marido. Las mujeres que se casas con hombres ricos son mas jóvenes. La edad promedio de las mujeres que bajaron de categoría es mayor que las que la conservan o suben. **(**Voland, and Engel. 1990)

Debido a que las mujeres no pueden aumentar su éxito reproductivo por tener muchas parejas, la infidelidad femenina constituye a primera vista un escollo para la teoría. Varios costos se atribuyen a la infidelidad femenina como: perdida de tiempo en adquirir gametas superfluas, riesgo de transmisión de enfermedades, daños durante la cópula, riesgos de que la pareja engañada abandone la inversión parental en caso de ser descubierta, etc.

¿Cuales serían entonces los posibles beneficios de la infidelidad femenina?

Un posible beneficio esta relacionado con la búsqueda del marido ideal. Podría resumirse caricaturescamente de la siguiente manera: es evidente que a la mujer le conviene tener un marido con muy buenas cualidades (inteligente, laborioso, con buena salud, corpulento, etc.) y que comparta sus muchos recursos con ella y sus hijos. Pero que pasa si ambos caracteres no se pueden encontrar en un solo hombre. Solución: conseguir uno que sea bueno y realice la inversión parental (marido) y otro que tenga buenos genes (amante). Esta hipótesis permite entender los resultados arriba enunciados sobre la sincronización de la ovulación con la infidelidad y la elevada frecuencia de orgasmos de alta retensión.

La entrega de recursos puede haber significado la diferencia entre la vida y la muerte en las poblaciones del pleistoceno. Una mujer cuya pareja formal no volvía de la salida de caza podía contar con los recursos de aquellos machos que volvían con capturas pero a

cambio de sexo. Por ejemplo en los aborígenes Mehinaku del Amazonas, las mujeres no acceden a tener sexo si no hay un regalo de por medio. (Buss 1994).

Una forma de evaluar los posibles beneficios se obtiene de estudios que analizan las preferencias de mujeres en parejas casuales:

- Que el muchacho gaste mucho dinero en ella desde el principio
- Que le haga un montón de regalos desde el principio
- Que tenga una forma de vida extravagante
- Que sea generoso con sus recursos.

Estos rasgos son muy deseados en amantes pero no tanto en su pareja estable, ya que según las encuestadas sería un indicador de que puede distraer recursos fácilmente en otras mujeres. (Buss 1994).

Un beneficio adicional del sexo casual es poder comparar y establecer si la elección de pareja esta bien echa. Teniendo en cuenta la importancia de la elección de pareja en la mujer, este sería un gran beneficio. Por ejemplo antes de casarse y ya teniendo una pareja, a través del sexo ocasional una mujer puede saber si realmente no cambiará a su pareja. Esto, debido a que al poder comparar, establecer la posible duración de su pareja formal. La información disponible muestra que parejas sexualmente incompatibles se divorcian más frecuentemente y que el adulterio es unos de los principales responsables del divorcio. Por ejemplo, hay encuestas que muestran que alrededor del 30% de los casos de divorcio son debido a la incompatibilidad sexual. (Buss 1994).

La antropóloga Sarah Hrdy propuso que la reducción moderada de paternidad a través del adulterio puede incrementar la posibilidad de que los padres putativos traten cuidadosamente a sus descendientes.



Figura 37:
En esta foto puede verse como dos hembras de langures tratan de sacarle la cria a un macho que hacia un mes estaba intentando sustraerla para matarla (Trivers, 1985)

Esta idea esta basada en estudios realizados en langures (figura 37) donde los machos matan a aquellas crías que tienen baja probabilidad de ser suyas. Knight J. 2002

En humanos muchas sociedades como los Ache (Americanos) o los Tikopia de la isla Solomon, matan a los hijos sin padre. En estas sociedades podrían aplicarse las ideas de Hrdy siempre y cuando el adulterio fuese común en ellas.

Estrategias reproductivas, problemas adaptativos a resolver y los alcances de la teoría:

Los problemas adaptativos a ser resueltos por los humanos en el intento de buscar parejas dependerán del sexo de quien busca pareja y de si la pareja buscada es de corto o largo plazo. La figura 38 muestra un resumen de dichos problemas tal cual lo plantearon Buss & Schmitt, 1993.

Problemas a resolver en la elección de parejas de corto vs. largo plazo según el sexo

Tipo de apareamiento	Hombres	Mujeres
CORTO PLAZO SEXO CASUAL	Número de parejas	Extracción inmediata de recursos
	Identificación de mujeres sexualmente receptivas	No confundir parejas de corto como de largo plazo
	Minimizar costos y riegos de compromiso	Cualidad genética de la pareja
	Fertilidad de la mujer	Cambio de pareja o expulsión
LARGO PLAZO MATRIMONIO	Paternidad	Identificar hombres capaces de invertir
	Valor reproductivo de la mujer	Identificar hombre dispuestos a invertir
	Habilidad Materna	Protección física
	Cualidad genética de la pareja	Cualidad genética de la pareja

Figura 38: Problemas a daptativos a resolver por mujeres y hombres dependiendo de si la pareja será de corto o largo plazo (Buss & Schmitt, 1993)

Este resumen puede ser bien interpretado teniendo en cuenta tanto la teoría como la evidencia mencionada a lo largo del texto, por lo cual no nos detendremos a evaluar punto por punto. Como ya se dijo, las adaptaciones psicológicas son consideradas con una función de propósito específico y por ende diseñadas para procesar información particular (estímulos o claves ancestrales). Estas adaptaciones deberán ser tales que finalmente permitan al sujeto resolver los conflictos derivados de la resolución de los problemas adaptativos planteados en esta tabla, lo cual debido a la complejidad de la misma nos permite predecir que no habrá un único set de comportamientos para resolverlos.

Los humanos contamos con un riquísimo y variable repertorio de comportamientos. Con este repertorio podemos ajustar nuestras decisiones de apareamiento a circunstancias personales de manera de cumplir con nuestros deseos. Así, en el juego del sexo, ningún comportamiento es inevitable o esta genéticamente preordenado, por lo tanto ni la infidelidad ni la monogamia, ni la violencia sexual o el sexo tranquilo, ni los celos y el cuidado de pareja o la indiferencia sexual, están descartados.

No todos los comportamientos que observamos podrán ser entendidos en el contexto de la teoría aquí descripta. Un primer punto a resaltar es que no todos los comportamientos pueden ser explicados por la selección natural, al menos hay tres situaciones a tener en cuenta:

Los comportamientos tienen que ser heredables, deben afectar el éxito reproductivo y la selección natural no tiene un ajuste automático por lo cual un comportamiento que parece anti-adaptativo lo es en el contexto actual pero no en el que fue seleccionado. Ej: Sida y el sexo casual.

No todo lo que hacemos nos ayuda a maximizar nuestro éxito reproductivo. Por el contrario nuestra actividad socializada ha cambiado la forma en que se expresa nuestro comportamiento. Nosotros participamos del erotismo protegiéndonos de la reproducción por métodos anticonceptivos. Pero porque si no queremos tener hijos no abandonamos el sexo. No lo hacemos porque respondemos de acuerdo a una estructura mental que la evolución puso en nuestro cerebro a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

No hay explicaciones biologías para muchos comportamientos. Por ejemplo la actividad sexual en hogares estándar de occidente representada como la frecuencia de cópulas en función de los días de la semana muestra una variación semejante a la presente en la figura 39.

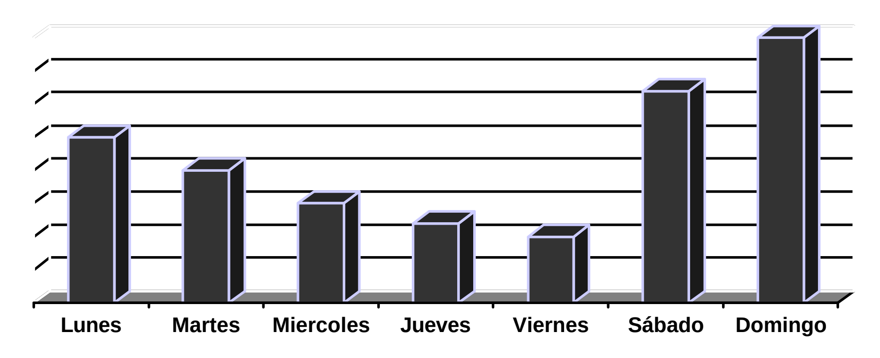


Figura 39: Representación esquemática de la actividad sexual promedio en poblaciones de occidente en función de los días de la semana.

Ningún psicólogo evolucionista intentaría aplicar la teoría para explicar este desempeño, pues resulta evidente que la distribución de actividades semanales con tiempo de descanso en el fin de semana es el candidato más parsimonioso para explicarlo.

La diversidad de comportamientos humanos debido a variación cultural se ven claramente en ciertas preferencias de apareamiento cambiantes según la cultura. Así mientras que los miembros de sociedades como China consideran indispensable la virginidad para el casamiento, en sociedades como la Suecia o Noruega este rasgo carece prácticamente de valor. Como explicar esta variabilidad resulta un desafío para los psicólogos evolucionistas. Un rasgo que parece responsable de la variación es la experiencia temprana de los niños. Así, niños criados en familias estables, sensibles, con armonía de pareja, cuando jóvenes forman pareja más tarde pero más estables. Los niños que se crían en un ambiente imprevisible aprenden a que no se puede cree en una sola pareja. Por lo cual, empiezan desde temprano a buscar recursos en parejas que van cambiando en el tiempo. La evidencia de hogares con divorcio muestra, que en promedio, los niños son reproductivamente precoces y tienen mayor número de parejas que aquellos de familias unidas. Esto no es una regla a seguir. Esto se cumple cuando comparamos a chinos y suecos. Chinos y suecos eligen diferentes estrategias reproductivas de su repertorio debido a sus experiencias tempranas.

Una gran ventaja de los humanos es que estamos dotados de un repertorio de estrategias de apareamiento que son sensibles de ser usadas dependiendo del contexto. Pensemos, si ir mas lejos, en las variables a considerar en el caso de un divorcio. La solución depende de la edad de los consortes, si hay o no niños, si hay respaldo familiar a la decisión, etc. Existen en humanos casos de poliginia, poliandria, monogamia y promiscuidad, todo en una sola especie. Sin que esto desacredite las predicciones derivadas de la teoría general la cual debe interpretarse de acuerdo al contexto.

Pueden formularse hipótesis alternativas (no evolutivas) de todo tipo (psicológicas , sociológicas, antropológicas, etc) para explicar cada uno de los fenómenos aquí presentados. Por ejemplo, existe una teoría sociológica denominada “debilidad estructural de la mujer” (structural powerlessness) que explica porque las mujeres eligen hombres con mayor poder o recursos. Esta, está basada en la idea de que los hombres excluyen a las mujeres del poder y el acceso a los recursos, los cuales están controlados por hombres. Las mujeres buscan hombres con poder para acceder ellas al recurso. El problema es que las mujeres cuanto más poder tienen, buscan hombres con más poder. Esto no puede ser explicado por esta teoría, así como no explica porque los hombres buscan el control de los recurso o hay diferencias de tamaño entre hombres y mujeres, o los hombres excluyen también a otros hombres, o las preferencias del hombre son distintas a las de las mujeres. No es una teoría general, aunque describe bien la generalidad de que los hombre tienen control de los recursos en la mayoría de las culturas. Estas teorías son fenomenológicas donde para cada problema particular se echa mano a un conjunto nuevo de variables que nos permitan resolver el problema.

Cabe resaltar que a pesar del valor relativo de ciertos resultados aquí presentados (tamaños de muestra pequeños, baja representatividad trascultural, etc), la teoría que estamos describiendo está basada en la única explicación científica para la complejidad adaptativa. Posee, debido a la simpleza de sus principios, un alto valor heurístico permitiéndonos generar predicciones concretas y falseables. Esto constituye un inmejorable contexto para el desarrollo de estudios sistemáticos de las estrategias reproductivas en humanos habiendo incrementado significativamente el número de grupos y proyectos dedicados al tema.

Como Kaselnik y Krebs 1996 resaltaron “ el pensamiento evolutivo es muy útil y talvez indispensable para guiar la formulación de hipótesis acerca del comportamiento humano, pero es en el incumplimiento de las predicciones donde su utilidad sobresale. El fracaso en el ajuste de los resultados a las predicciones servirá de guía para estudios futuros tanto sobre las consecuencias del comportamiento como en los mecanismos básicos que lo controlan”

Bibliografía:

Abdulla, S. 1997 “Characterizing human psychological adaptations” TREE 12, 3, 88-89.
Alcock, J. 1998. “Animal Behavior” sixth edition. Sinauer Associates, INC. Publishers Sunderland, Mass.
Andersson, M. (1982,b). "Female choice selects for extreme tail length in a widowbird". Nature. 299: 818-820.
Bailey, J. M.; Gaulin, S.; Agyei, Y and Glaude B. A. 1994 “ Effects of gender and sexual orientation on Evolutionarily relevant aspects of human mating psychology” Journal of Personality and Social Psychology. 66, 6: 1081-1093.
Barkow, J. H.; Cosmides, L. and Tooby, J. 1992 “The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture” Oxford University Press, N. Y.. Oxford.
Bateman A.J. (1948). "Intrasexual selection in Drosophila". Heredity. 2: 349-368.
Baker R.R and Ballis M. A. 1989 “Number of sperm in human ejaculates in accordance with sperm competition theory” Animal Behaviour 37:867-869.
Baker R.R and Ballis M. A. 1993. ”Human sperm competition: Ejaculate adjustment by males and the function of masturbation” Animal Behaviour 46:861-885.
Buckle, L.; Gallup, G.G.; Rodd, Z. A. 1996. “Marriage as a reproductive contract: patterns of marriage, divorce, and remarriage.” Ethology and Sociobiology, Vol. 17, No. 6, 363-77.
Buss, D. M. 1994 “The evolution of desire, strategies of human mating” Basic Books N. Y.
Buss, D. M. 1989 “Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures” Behavioral and Brain Sciences 12: 1-49.
Buss, D. M. and Schmitt, D. P. 1993. “Sexual Strategies Theory: An Evolutionary Perspective on Human Mating” Psychological Reviw 100: nº 2: 204-232.
Catchpole, C. K. (1982) in Acoustic Communication in Birds (Kroodsma, D. E. and Miller, E. H., eds),pp. 297-319, Academic Press.
Clark R. D. and Hartfield, E. 1989 “Gender differences in receptivity to sexual offers” Journal of Psychology and Human Sexuality, 2, 39-55.
Clutton-Brock T. H., Guinness F. E. and Albon S. D. (1982). "Red deer, behavior and ecology of two sexes". The University of Chicago Press, Chicago.
Cox C. R. and Le Boeuf B. J. (1977). "Female incitaion of male competition: a mechanism of mate selection". Amer. Natur. 111: 317-335.
Darwin C. (1859). "On the origen of species". John Murray, London.
Darwin C. (1871). "The descent of man, and selection in relation to sex". John Murray, London.
Diamond, J. 1992. “The Third Chimpanzee”, Harper, New York.
Ellis, B. J., & Symons, D. (1990). Sex di•erences in sexual fantasy: An evolutionary psychological approach. Journal
of Sex Research, 27, 527-556.
Emlen T. S. and Oring L. W. (1977). "Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems". Science. 197: 215-223.
Fisher R. A. (1930). "The genetical theory of natural selection". Clarendon Press, Oxford.
Gangestad, S., W. and Simpson, J. A. 2000. “The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism” Behavioral and Brain Sciences 23, 573–644)

Gibbs, H. L.; Weatherhead, P. J.; Boag, P. T.; White, B. N; Tabak, L. M. and Hoysak, D. J. 1990 "Realized Reproductive Success of Polygynous Red-Winged Blackbirds revealed by DNA markers. Sicence, 250: 1394-1397.

Gould, S. J. and Lewontin, R. 1979 "The Spandrel of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationistic Programme" Proc. Of the Royal Society, vol B205, 581-598.

Greenwood P. J. 1980. "Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals". Anim. Behav. 28: 1140-1162.

Greer, A. E., & Buss, D. M. 1994. Tactics for promoting sexual encounters. Journal of Sex Research, 31, 185-210.

Greiling, H. and Buss, D. M. 2000 "Women's sexual strategies: the hidden dimension of extra-pair mating" Personality and Individual Di•erences 28: 929-963.

Haig, D. and Graham, C. 1991. "Genomic imprinting and the strange case of the insulin-like growth factor II receptor". Cell 64. 1045.

Haley, M. P.; Deutsh, C. J. and B. J. Le Boeuf 1994 "Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals Mirounga angustirostris" Animal Behaviour 48:1249-1260.

Harcourt, A. H.; Harvey, P. H.; Larson, S. G. and Short, R. V. 1981 "Testis weight, body weight and breeding system in primates. Nature 293: 55-57

Hogan, J. 1995 "The New Social Darwinists" Scientific American 150-157.

Hurst, L. D. and Hamilton, W. D. 1992. "Cytoplasmic fasion and the nature of the sexes". Proceedings of the Royal Society (London) Series B. 247, 189.

Kaplan, H., and Hill, K. 1985 "Food sharing among male Aché foragers" Current Anthropology 26:131-133.

Kenrick, D. T. and R. C. Keefe. 1992. "Age preferences in mates reflect sex differences in reproductive strategies" Behavioral and Brain Sciences 15: 75-133

Kenrick, D. T., Sadalla, E. K., Groth, G., & Trost, M. R. 1990."Evolution, traits and the stages of human courtship: qualifying the parental investment model." Journal of Personality, 58, 97-116.

Kinsey, A. C.; Pomeroy, W. B. and Martin, C. E. 1948 "Sexual Behavior in the human male" W.B. Saunders Company, Philadelphia and London.

Kinsey, A. C.; Pomeroy, W. B.; Martin, C. E. and Gebhard, P. H. 1953 " Sexual Behavior in the Human Female" W.B. Saunders Company, Philadelphia and London.

Knight, J. 2002 "Sexual stereotypes" Nature, 415: 254-256.

Krebs J. R. and Davies N. B. (1981). "An introduction to behavioural ecology". Sinauer Associates, Inc.

Lande, R. (1981). "Models of speciation by sexual selection of polygenic traits" Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78: 3721-3725.

LeCroy, D. And Moller, P. 2000 "Evolutionary Perspectives on Human Reproductive Behavior" Annals of the New York Academy of Sciences, vol 907.

Lyon, B. E., Montgomerie, and Hamilton L. D. 1987 "Male parental care and monogamy in snow buntings" Behavioral Ecology and Sociobiology. 20: 307-382.

Majerus M. E. N. (1986). "The genetics and evolution of female choice". Trends in Ecol. and Evolution. 1 (1): 1-7.

Mayr E. (1963). "Animal species and their evolution". Belknap Press, Cambridge, Mass.

Mock, D. W. and Fujioka, M. 1990 "Monogamy and Long-term Pair Bonding in Vertebrates" Tree 5: 39-43.

Morell, V. 1998 "Anew look at monogamy" Science 281:1982-3.

McCann, T.S. 1981. "Agression and sexual activity of male southern elephant seals, Mirounga leonine" Journal of Zoology 195: 295-310.

O'Donald, P (1980). "Genetic Models of Sexual Selection". Cambridge University Press.

Parker, G. A.; Baker, R. R. and Smith, V. G. F. 1972."The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon". J. Theor. Biol. 36: 529-553.

Packer C. (1979). "Inter-troop transfer and inbreeeding avoidance in Papio anubis". Anim. Behav. 27: 1-36.

Partridge L. and Halliday T. (1984). " Mating patterns and mate choice". In: Behavioural Ecology an Evolutionary Approach. Eds. by J. R. Krebs and N. B. Davies. Sinauer Associates Inc..

Perusse, D. 1993. "Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship at the proximate and ultimate levels" Behavioral and Brain Sciences. 16: 267-322.

Petrie M. and Kempenaers B. 1998 "Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations" Tree 13: 52-57

Pinker S. 2001 "Como funciona la mente". Ediciones Destino S. A. Barcelona. pp:206-232

Randerson, J. P. and L. D. Hurst. (2001). "The uncertain evolution of the sex" Trends in Ecology and Evolution. Vol 16, nº 10.

Ribble, D.O. 1991. "The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting" . Behav. Ecol. Sociobiol. 29:161-166.

Ridley, M. 1993 "The Red Queen; Sex and the evolution of human nature" Penguin Books, N. Y.

Smith, E. A.; Borgerhoff Muller, M. and Hill, K. 2000 "Evolutionary analyses of human behaviour: a commentary on Daly & Wilson". Anim. Beha. 60: f21-f26.

Singh ; D. 1993. "Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio" Journal of Personality and Social Psychology 65:293-307.

Stiles F. G. and Wolf L. L. (1970) Ibid, 87: 467.

Thornhill R. and Gangestad, S. W. 1996, "The evolution of human sexuality" TREE 11, n°2 98-102.

Trivers, R. L. (1972). "Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Edited by B. Campbell, 136-179. Chicago : Aldine.

Trivers R. (1985). "Social Evolution". The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc.

Trivers R. L. and Willard D. E. (1973). "Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring". Science 179: 90-92.

Vehrencap S. L. and Bradbury J. W. (1984). "Mating systems and ecology". In: Behavioural Ecology an Evolutionary Approach. Eds. by J. R. Krebs and N. B. Davies. Sinauer Associates Inc..

Voracek, M. 2001 "Marital status as a candidate moderator variable of male-female differences in sexual jealousy: The need for representative population samples" Psychological reports 88 (2): 553-566

Voland, E. and Engel, C. 1990. "Female Choce in Humans: A Conditional Mate Selection Strategy of the Krummhörn Women (Germany, 1720-1874)" Ethology 84: 144-154

Waynforth D 2001 “Mate choice trade-offs and women's preference for physically attractive men” Human Nature an Interdisciplinary Biosocial Perspective12 (3): 207-219 2001

West-Eberhard M. J. (1983). "Sexual selection, social competition, and speciation". The quarterly rewiew of biology. 58 (2): 155-183.

Whitney C. L. and Krebs J. R. (1975). "Spacing and calling in Pacific tree frogs, Hyla regilla". Can. J. Zool. 53: 1519-27.

Williams, G. C. 1966 (1996) “Adaptation and Natural Selection: A Critique of some current evolutionary thought” Princenton Science Library (1996)

Wittenberger, J 1981. "Animal Social Behaviour". Boston. MA: Duxbury Press.

Wright, R. 1994 “The Moral Animal: the new Science of evolutionary Psychology” Pantheon Books (Random house)